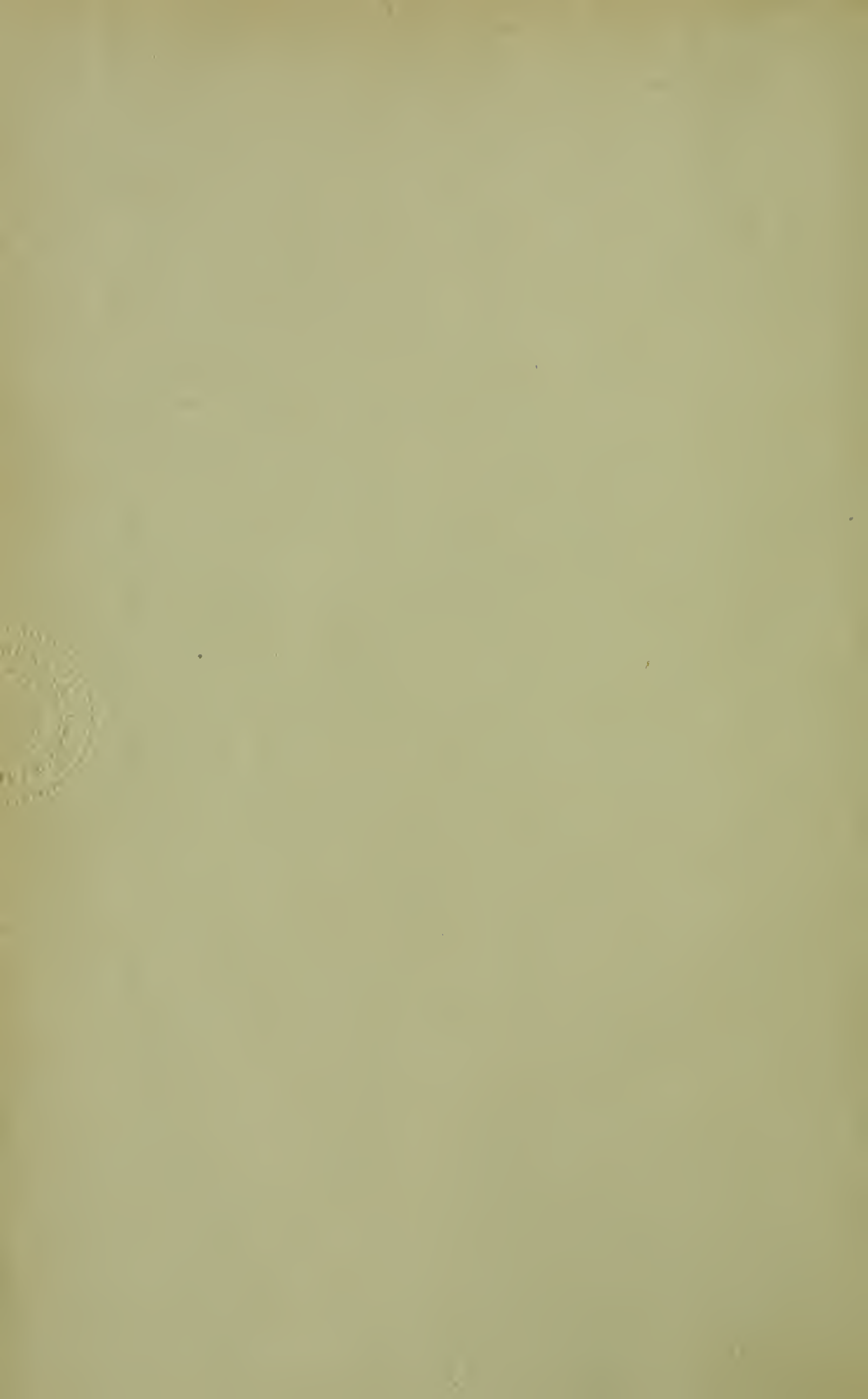












Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri.

Heft 1.

Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides.

Mit 4 lithographischen Tafeln.

(Aus dem zoologischen Institut zu München).

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1887.

Einige Untersuchungen über die tierische Zelle, speziell den Zellkern und dessen Teilung, mit denen ich seit zwei Jahren beschäftigt bin, gedenke ich nebst den allgemeinen Betrachtungen, die sich mir dabei aufgedrängt haben, unter dem gemeinsamen Titel „Zellen-Studien“ der Öffentlichkeit zu übergeben.

Das Feld, auf dem sich diese Arbeiten bewegen, ist trotz der bewunderungswürdigen Leistungen und der großartigen Errungenschaften des letzten Jahrzehntes noch immer ein unabsehbares, und zwar nach zwei Seiten: in die Breite und in die Tiefe. Unbekannte Objekte erforschen, bekannte mit besseren Hilfsmitteln und erweiterter Fragestellung untersuchen — diese beiden Wege werden Neues zu Tage fördern. Dazu kommt noch ein dritter Pfad, der vor allen anderen Erfolg verspricht, — das Experiment.

Alle Untersuchungen der letzten Jahre an tierischen und pflanzlichen Zellen, mit Ausnahme derer Carnoy's, weisen mit Entschiedenheit darauf hin, daß das Wesentliche der karyokinetischen Teilung in der Spaltung der chromatischen Elemente in zwei Hälften, von denen jede einem andern der beiden zu bildenden Tochterkerne zu teil wird, gesehen werden muß. Wie weit dieser Satz gültig ist, und unter welchen Variationen der Vorgang im einzelnen Falle verläuft, wie es mit der Form und Zahl der Elemente sich verhält, wie diese sich bilden, sich teilen und im Tochterkern auflösen, wie sie sich gruppieren und bewegen, das festzustellen wird Sache ausgedehnter vergleichender Untersuchungen sein. Nur auf solche Weise können wir zu einem allgemeinen Teilungsschema und zu einer gemeinsamen Terminologie gelangen,

die, wie sich jetzt schon ermessen läßt, von derjenigen Flemming's verschieden sein wird[1]).

Vor allem sind es die Wirbellosen, denen wir heutzutage unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen. Es sind zwar auf diesem Gebiete, ganz abgesehen von den ersten denkwürdigen Arbeiten Bütschli's, Schneider's, O. Hertwig's u. a., beträchtliche Anfänge gemacht; Platner und in hervorragender Weise van Beneden haben unsere Kenntnisse wesentlich bereichert, und die ausgedehnten Untersuchungen Carnoy's erstrecken sich ja ausschließlich auf Zellen der Wirbellosen. Allein so wertvoll die Forschungen des letztgenannten Autors auch infolge des reichen Materials, das sie behandeln, sein mögen, so vermissen wir in denselben doch jene Sorgfalt und minutiöse Genauigkeit, welche bis jetzt fast nur den Zellen des Salamanders zu teil geworden sind und diesem Objekt, trotzdem der Verlauf der Teilung hier offenbar verwickelter ist als in vielen anderen Fällen, noch immer den Anspruch bewahren, den Typus der Karyokinese zu repräsentieren.

In Sonderheit ist es die Bildung, Konstitution und Bewegung der achromatischen Figur, und im Anschluß daran die fast noch völlig in Dunkel gehüllte Mechanik der Teilung, worüber wir bei den Wirbellosen die Aufklärung suchen müssen, welche die im übrigen so günstigen Amphibienzellen, wie es scheint, nur in sehr beschränktem Maße gewähren können. Gerade hier werden am fruchtbarsten die experimentellen Untersuchungen eingreifen, wie sie in neuester Zeit von den Brüdern Hertwig[2]) so erfolgreich begonnen worden sind.

Es ist ein Zufall, daß meine Untersuchungsobjekte zum Teil mit denjenigen Carnoy's identisch sind. Kurz nachdem ich an den Hodenzellen von Astacus meine Studien begonnen hatte, erschien das Carnoy'sche Werk: La cytodiérèse chez les arthropodes[3]), und während ich die Ascarideneier untersuchte, folgten seine beiden Arbeiten: La cytodiérèse de l'oeuf[4]), von denen sich

---

1) Meiner Meinung nach sind die Flemming'schen Bezeichnungen schon für die von ihm neuerdings beschriebene „heterotypische Teilung" nicht mehr zutreffend.

2) O. u. R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einflufs äufserer Agentien. Jena 1887.

3) La Cellule, tom. I, fasc. 2.

4) La Cellule, tom. II, fasc. 1, und tom. III, fasc. 1.

die erste mit Ascaris megalocephala, die zweite mit einer Reihe anderer Nematoden beschäftigt.

Dieses Zusammentreffen war sowohl mir selbst von Wert, als es auch für den Fortschritt unserer theoretischen Erkenntnis der Karyokinese nicht ohne Bedeutung sein dürfte. Die genannten Arbeiten CARNOY's besitzen ja alle drei einen sehr revolutionären Charakter, der in dem Satze: „Les phénomènes de la caryocinèse sont variables; aucun d'eux n'est essentiel“ kaum scharf genug zum Ausdruck gelangt. CARNOY's Resultate widersprechen allen als konstant betrachteten Erscheinungen und scheinen die durch eine Reihe der vorzüglichsten Untersuchungen mühsam erworbene Einsicht in das Wesen der karyokinetischen Prozesse mit einem Schlage illusorisch zu machen. Eine Nachprüfung seiner Befunde mußte früher oder später unternommen werden; sie wird zum Teil durch meine Arbeiten geliefert. Indem ich für einige der CARNOY'schen Objekte den Nachweis führen werde, daß seine Angaben irrtümlich sind, daß gerade seine extremsten Fälle sich völlig unter das Schema der Karyokinese einreihen lassen, wird nicht nur ein Teil der Hindernisse, welche seine Untersuchungen einer einheitlichen Auffassung in den Weg legen, beseitigt, sondern wir lernen dabei auch die Gründe, durch die er zu seinen Anschauungen geführt worden ist, so weit kennen, um auch für andere seiner Objekte einen Irrtum als höchst wahrscheinlich nachweisen zu können.

Befestigt sich auf solche Weise auch immer mehr die Überzeugung einer die ganze organische Welt umfassenden Gleichartigkeit der karyokinetischen Erscheinungen, so dürfen wir doch die Möglichkeit selbst fundamentaler Abweichungen von dem, was wir jetzt kennen, nicht aus den Augen verlieren. Zwar nicht Regellosigkeit haben wir nach den bisherigen Erfahrungen zu erwarten, wohl aber könnten wir bei gewissen Zellenarten auf Eigentümlichkeiten stoßen, die für diese ebenso wesentlich und gesetzmäßig wären, wie für andere der uns bekannte Teilungsmodus. Gerade solche spezifische Merkmale bestimmter Zellenarten aber wären imstande, über die Bedeutung der Teilungsphänomene und der Bestandteile von Zelle und Kern überhaupt Licht zu verbreiten. Erst in allerjüngster Zeit hat WEISMANN[1]) in seiner ideenreichen Schrift über die Bedeutung der Richtungskörper, von

---

1) WEISMANN, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

theoretischen Erwägungen geleitet, ganz kategorisch einen von der gewöhnlichen Mitose abweichenden Teilungsmodus, eine sog. „Reduktionsteilung" postuliert, bei der die Hälfte der ungeteilten Kernelemente in den einen, die andere Hälfte in den anderen Tochterkern übergehen soll. Auf solche Punkte müssen spezielle Untersuchungen gerichtet werden; in erster Linie dürfen wir von einer Prüfung der Geschlechtszellen Ausbeute erwarten.

Die Anregung, mich auf das Gebiet der Zellenlehre zu begeben, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Richard Hertwig, der mir die karyokinetischen Figuren, die er in den Hodenzellen von Astacus beobachtet hatte, als ein interessantes Objekt zur Bearbeitung empfahl, indem ihm dieselben Anknüpfungspunkte an die Teilungserscheinungen bei den Protozöen darzubieten schienen. Für die Unterstützung, die mir Herr Professor Hertwig bei meinen Arbeiten in jeder Hinsicht zu teil werden ließ, spreche ich ihm hier meinen herzlichsten Dank aus.

I. Teil.

Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides.

Zur Untersuchung der Eireifung dieser Nematoden wurde ich bestimmt durch die Lektüre der großen Abhandlung van Beneden's: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Es ward einerseits der Wunsch in mir rege, die fundamentalen Thatsachen der Befruchtung an dem vorzüglichen und leicht zugänglichen Objekt van Beneden's mit eigenen Augen zu sehen, andererseits schien mir die Bildung der Richtungskörper, wie sie dieser Forscher geschildert hatte, einer Nachprüfung wert zu sein. Damals noch in der Meinung befangen, die in den karyokinetischen Figuren hervortretenden Liniensysteme entsprächen den „Kraftlinien" zweier einander anziehender Punkte, glaubte ich in einzelnen Bildern der van Beneden'schen „Pseudokaryokinese" Kraftlinien, wie sie zwischen zwei einander abstoßenden Punkten auftreten, erkennen zu können.

Ich mußte mich lange gedulden, bis ich Ascaris megalocephala erhalten konnte, und so nahm ich einstweilen mit der viel weniger günstigen Ascaris lumbricoides vorlieb. Die Eier dieser Spezies waren mir jedoch insofern von Wert, als sie mich auf den Gedanken brachten, daß der von van Beneden geschilderte Prozeß der Eireifung auf schlechte Konservierung oder pathologische Veränderungen der Eier zurückzuführen sei, eine Vermutung, die sich in der Folge als richtig erwiesen hat.

A. Ascaris megalocephala.

Meine im folgenden zu beschreibende Untersuchung der Richtungskörperbildung bei den Eiern von Ascaris megalocephala ist die sechste Arbeit, die über diesen Gegenstand veröffentlicht wird. In den Jahren 1883 und 84 erschienen fast gleichzeitig drei Abhandlungen, in denen die Eireifung des Pferdespulwurms be-

handelt wird, nämlich: „Das Ei und seine Befruchtung" von ANTON SCHNEIDER[1]), „Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung" von M. NUSSBAUM[2]) und das oben erwähnte Buch VAN BENEDEN's[3]). Dann kam NUSSBAUM[4]) in seiner ersten Mitteilung über die Teilbarkeit der lebendigen Materie auf den Gegenstand zurück, um gegenüber der Darstellung VAN BENEDEN's seine früher gegebene neu zu bekräftigen. Endlich widmete CARNOY[5]) seine Arbeit: „La cytodiérèse de l'oeuf" ausschließlich dem in Rede stehenden Vorgang.

Ein flüchtiges Betrachten schon der Abbildungen, welche diesen fünf Abhandlungen beigegeben sind, lehrt, wie bedeutend die Differenzen zwischen den vier Beobachtern sind, wie kaum eine Figur des einen Autors mit einer der drei anderen identisch ist. Trotzdem können wir die fünf Untersuchungen nach ihren Resultaten in zwei Gruppen sondern, drei, welche den Vorgang als eine karyokinetische Zellteilung darstellen: es sind dies die Arbeiten von SCHNEIDER und NUSSBAUM, die anderen, welche ihm wesentliche Abweichungen vom Schema der indirekten Zellteilung zuerkennen, sei es nun, daß dem Prozeß mit VAN BENEDEN eine völlig andere Bedeutung zugeschrieben wird, sei es, daß er mit CARNOY nur als eine besondere Art der karyokinetischen Teilung betrachtet wird, für welche ja nach diesem Autor kein einziger Punkt konstant ist.

Ohne Zweifel müssen wir bei einer Kritik der einzelnen Untersuchungen auf dieses Moment Gewicht legen. Wenn ein neu beschriebener Vorgang in einen bewußten Gegensatz zu bekannten homologen Erscheinungen gestellt wird, so haben wir viel höhere Anforderungen an Ausführlichkeit und Lückenlosigkeit zu stellen als in einem Falle, wo das Resultat an schon Bekanntes angeschlossen, als damit im wesentlichen übereinstimmend erfunden wird.

Keine einzige der genannten Arbeiten giebt eine ganz kontinuierliche Serie von Bildern, aus welcher der behauptete Entwicklungsgang klar zu ersehen wäre, auch die Abhandlungen VAN BENEDEN's und CARNOY's nicht, obgleich dieselben mit einem Detail und einem Reichtum an Abbildungen ausgestattet sind, wie wenig andere Werke der Zellen-Litteratur.

Wenn ich nun im voraus in kurzen Worten andeuten soll,

---

1) Breslau 1883.
2) Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 23, 1884.
3) Archives de Biologie, IV.
4) Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 26, 1886.
5) La Cellule, t. II, fasc. 1.

wie nach meinen Beobachtungen die Resultate meiner Vorgänger sich gegeneinander stellen, so habe ich zunächst zu berichten, daß der Spulwurm des Pferdes zweierlei Arten von Eiern [1]) hervorbringt; jedoch enthält nicht ein einziges Individuum durcheinander beide Arten, sondern in einem jeden finden sich nur Eier von gleicher Struktur. Es wäre möglich, wie ich schon in einem Vortrag [2]) über unseren Gegenstand erwähnt habe, daß den Eiern entsprechend auch der Wurm selbst in zwei verschiedenen Varietäten vorkäme. Es war mir jedoch noch immer nicht möglich, diese Frage zu entscheiden. Nur eine einzige Beobachtung kann ich anführen, welche gegen die erwähnte Vermutung spricht. Als ich zu Anfang meiner Untersuchungen stets Eier der gleichen Art zu Gesicht bekam, fiel mir einmal ein noch unbefruchtetes Ei auf, welches sich vor allen anderen Eiern des gleichen Individuums durch einen ungewöhnlichen Reichtum an Chromatin auszeichnete. Ich habe dieses Ei damals als Abnormität gezeichnet und später, als mir auch die andere Art vorlag, gefunden, daß dasselbe sowohl in der Menge als auch in der Anordnung des Chromatins mit diesen Eiern vollkommen übereinstimmte.

Die eine der beiden Arten hat nur van Beneden vor Augen gehabt, allen übrigen Arbeiten liegt die andere zu Grunde.

Hieraus ist der besonders auffallende Gegensatz zu erklären, in welchem die Abbildungen van Beneden's zu denen der drei anderen Autoren stehen.

Weiterhin ist darauf aufmerksam zu machen, daß die Eier von Ascaris megalocephala infolge ihrer außerordentlich dicken und resistenten Eihüllen der Konservierung große Schwierigkeiten in den Weg stellen. Die Angaben, daß sich dieselben in Alkohol und verdünnten Säuren längere Zeit weiter entwickeln, sind ja bekannt. Allerdings ist hervorzuheben, daß in dieser Hinsicht sehr beträchtliche individuelle Verschiedenheiten obwalten; die Eier mancher Individuen werden in unseren Reagentien sehr rasch abgetötet, während andere darin lange Zeit lebend bleiben. In diesem letzteren Fall ist es klar, daß die Konservierungsflüssigkeit nur äußerst langsam die Hüllen durchdringt, daß also zunächst nur minimale Quantitäten derselben mit dem Ei in Berührung kommen, welche dasselbe nicht sofort töten, sondern zu krankhaften Bewegungen veranlassen. Als solche pathologisch ver-

1) Und dementsprechend auch zweierlei Spermatozöen.

2) Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1887, B. III, H. 2.

änderte Figuren sind viele der von Nussbaum, van Beneden und Carnoy abgebildeten anzusprechen, was von mir schon früher[1]) und dann Carnoy gegenüber auch von den Brüdern Hertwig[2]) hervorgehoben worden ist. Die Mannigfaltigkeit dieser krankhaften Weiterentwicklung ist ein zweiter Grund für die Verschiedenheiten in den Befunden der einzelnen Forscher. Die schwere Durchdringbarkeit der Eihüllen bedingt jedoch noch einen weiteren Übelstand. Die geringe Stärke der anfänglichen Wirkung der Reagentien hat, wenn auch der Tod rasch erfolgt, häufig eine schlechte Konservierung zur Folge, welche, wenn sie nicht als solche erkannt wird, gleichfalls zu Irrtümern Veranlassung geben muß.

Betrachten wir mit Rücksicht auf diese Umstände die einzelnen Arbeiten, so muß diejenige Schneider's als die korrekteste bezeichnet werden. Schneider hat zwar, wie bekannt, die Bildung des zweiten Richtungskörpers völlig übersehen, auch sind seine Figuren wohl nicht gut gezeichnet und infolge der schwachen Vergrößerung zum Teil unklar. Allein alle Bilder Schneider's über die Bildung des ersten Richtungskörpers sind, wenn auch nicht gut konserviert, so doch normal und im wesentlichen richtig gedeutet. Schneider zweifelt ja auch, wie bereits erwähnt, nicht daran, daß es sich um eine karyokinetische Teilung handelt. Wenn nun in diesem Resultat Nussbaum mit ihm übereinstimmt, so geschieht dies doch auf ganz anderer Grundlage. Alle Bilder in Nussbaum's erster Arbeit, welche sich auf unseren Gegenstand beziehen, sind mit Ausnahme der Fig. 29 mehr oder weniger krankhaft verändert und falsch gedeutet; Beschreibung und Abbildungen stimmen nicht miteinander überein. Das Gleiche gilt für die Fig. 9 u. 10 der zweiten Abhandlung. Nussbaum zeichnet immer das nämliche, für die Entscheidung der Frage, ob Karyokinese oder nicht, unzulängliche Stadium, welches die Tochterelemente an den Enden einer gekrümmten oder schon geteilten Spindel darstellen soll, während die Figuren in Wirklichkeit pathologisch modifizierte Spindeln mit Äquatorialplatte darstellen. Von einer Serie aufeinanderfolgender Stadien bekommen wir nichts zu sehen; eine solche wäre auch im Anschluß an die abgebildeten und in der erwähnten Weise falsch gedeuteten Bilder unmöglich herzustellen. Wenn also Nussbaum behauptet, die Bildung der

---

1) Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1886, B. II, H. 3.

2) l. c.

Richtungskörper bei Ascaris megalocephala sei eine karyokinetische Zellteilung, so ist er uns den Beweis hierfür in beiden Arbeiten schuldig geblieben.

Mit diesen Untersuchungen der beiden deutschen Forscher stehen diejenigen van Beneden's und Carnoy's in einem fundamentalen Widerspruch, unter sich aber, trotz aller äußerlichen Gegensätze, im Grunde auf dem gleichen Standpunkt. Die Hauptdifferenzen zwischen den beiden belgischen Forschern beruhen auf der Verschiedenheit der untersuchten Objekte. Berücksichtigt man dies, so wüßte ich nicht, wie sich van Beneden eine schönere Bestätigung seiner Lehre von der Richtungskörperbildung hätte wünschen können als die Arbeit Carnoy's. Beide Forscher suchen den Beweis zu führen, daß die chromatischen Elemente des Keimbläschens sich nicht, wie bei der typischen Karyokinese, teilen, sondern daß dieselben ungeteilt zu zwei seitlichen Gruppen auseinanderweichen, von denen die eine als erster Richtungskörper ausgestoßen wird, die andere im Ei verbleibt, worauf die Wiederholung des gleichen Vorgangs an den zurückgebliebenen Elementen zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt. Gegen diese prinzipielle Übereinstimmung sind alle Differenzen, so besonders im Verhalten der achromatischen Figur, von untergeordneter Bedeutung.

Obgleich beide Autoren die Richtigkeit des von ihnen aufgestellten Entwicklungsganges für völlig erwiesen halten, so lehrt doch eine aufmerksame Betrachtung ihrer Abbildungen, daß gerade am entscheidenden Punkt, da, wo nachgewiesen werden müßte, daß jede der beiden Tochtergruppen mit einer der beiden auf früheren Stadien in der Äquatorialebene nebeneinander gelegenen Chromatingruppen identisch sei, daß gerade hier eine Lücke besteht, welche auch durch die große Anzahl der Figuren nicht überbrückt werden kann. Wir bekommen zwar eine erstaunliche Mannigfaltigkeit von Bildern zu sehen, aber keine Reihe, in der das eine klar aus dem andern sich ableiten ließe.

Aus dem Gesagten wird sich ergeben haben, daß eine erneute Untersuchung des Gegenstandes keine überflüssige Arbeit ist.

Carnoy selbst spricht den Wunsch aus, daß ein unbeeinflußter Beobachter eine Nachprüfung unternehmen möge. Nach längerer Beschäftigung mit unserem Objekt glaube ich nun endgültig den Beweis liefern zu können, daß der Prozeß der Richtungskörperbildung, wie bei allen anderen untersuchten Eiern, so auch bei Ascaris megalocephala als ty-

pische karyokinetische Zellteilung verläuft, worunter ich die Teilung der möglichst in der Äquatorialebene einer zweipoligen faserigen Figur gelagerten chromatischen Elemente in je zwei Hälften und die Wanderung der beiden Hälften eines jeden Elements nach entgegengesetzten Polen verstehe.

Daß dies für die von mir untersuchten Eier zutrifft, wird aus meiner Beschreibung zur Genüge hervorgehen. Allein nachdem einmal Variabilität für die Eier von Ascaris megalocephala nachgewiesen ist, könnte man der Ansicht sein, daß außer dem von mir konstatierten Teilungsmodus noch ein anderer sich finden möchte, daß ein solcher in den Bildern van Beneden's und Carnoy's zu erblicken wäre.

Es wird deshalb meine Aufgabe sein, 1) darzuthun, daß ich die gleichen Objekte untersucht habe, wie alle anderen Autoren, 2) zu zeigen, daß die abweichenden Figuren derselben durch die Behandlungsweise bedingt sind, daß man bei Anwendung geeigneter Methoden nur typische Teilungsfiguren erhält, 3) die Bilder meiner Vorgänger im einzelnen einer genauen Prüfung zu unterziehen, festzustellen, wie weit die behauptete Entwickelung eine aus pathologischen Figuren konstruierte ist, und womöglich den Punkt aufzudecken, wo von diesem Irrweg aus der Sprung zu den normalen Endstadien der Teilung gemacht wird.

Methode der Untersuchung.

Nachdem mir einmal der Verdacht aufgestiegen war, daß ein Teil der van Beneden'schen Bilder durch das langsame Absterben der Eier bedingt sein könne, tötete ich dieselben durch Hitze, und zwar dadurch, daß ich die Eiröhren in kochenden absoluten Alkohol, dem 1 % Eisessig zugesetzt war, auf einige Sekunden eintauchte. Durch dieses Verfahren werden nicht nur die Eier sofort getötet, sondern auch die Eihüllen momentan für das Reagens durchgängig.

Die Eiröhren blieben noch einige Stunden in dem gleichen, allmählich erkaltenden Gemisch, wurden dann in reinen Alkohol übertragen, gefärbt und in Glycerin oder Nelkenöl untersucht. Dabei zeigten sich denn in allem wesentlichen nur solche Bilder, wie wir sie an anderen Objekten zu sehen gewohnt sind, reguläre achromatische Spindeln mit chromatischer Äquatorialplatte oder mit Tochterplatten, keine Spur von Protoplasmastrahlung. War

damit auch so ziemlich der Nachweis geliefert, daß der von van Beneden und Carnoy aufgestellte Entwickelungsmodus nicht existiert, so waren die durch die genannte Methode erhaltenen Präparate doch nicht so klar, daß sich an denselben alles Detail hätte feststellen lassen. Denn bei aller prinzipiellen Übereinstimmung mit anderen Objekten bietet der Prozeß bei Ascaris megalocephala doch gewisse Besonderheiten dar, so daß er sich nicht ohne weiteres auf ein bekanntes Schema zurückführen läßt.

Ich wandte daher wieder kalte Reagentien an, Alkohol in verschiedener Konzentration mit und ohne Essigsäure, Salpetersäure und vor allem Pikrin-Essigsäure. Diese letztere Mischung ergab mir weitaus die besten Resultate, so daß ich sie zuletzt ausschließlich benutzte. Dabei verfuhr ich folgendermaßen: Eine konzentrierte wässerige Lösung von Pikrinsäure wird mit zwei Teilen Wasser verdünnt und dieser Lösung dann 1 % Eisessig zugesetzt. In diese Mischung werden die Eiröhren gebracht und so lange darin belassen, bis die mikroskopische Untersuchung die Fixation der Eier ergiebt, mindestens aber 24 Stunden. Nach sehr sorgfältigem Auswaschen in 70 % Alkohol kommen die Eiröhren auf 24 Stunden in Grenacher's alkoholisches Boraxkarmin, 24 Stunden in 70 %igen Alkohol mit 1 % Salzsäure, dann in reinen Alkohol. Die Untersuchung in Glycerin ist derjenigen in Nelkenöl oder Harz entschieden vorzuziehen. Bringt man die Eiröhren aus dem Alkohol in eine Mischung von 1 Teil Glycerin auf 3 Teile Alkohol absol. und läßt diese so lange stehen, bis der Alkohol verdunstet ist, so erhält man die Eier ohne alle Schrumpfung.

Was nun die Konservierung der so behandelten Eier betrifft, so ist dieselbe eine sehr wechselnde. Man muß sich, wie überhaupt bei Anwendung kalter Reagentien, auf den Zufall verlassen. Offenbar je nach der Konstitution der Eihüllen, also von Umständen abhängig, die wir nicht in der Hand haben und die individuell, d. h. von einem Wurm zum andern, ja selbst von einem Ei zum andern sehr variieren, werden die Eier bald rasch fixiert, bald erst, nachdem sie mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen erlitten haben. Selbst in den günstigsten Fällen erhält man neben völlig normalen Präparaten, die von einer Schönheit und Klarheit sind, daß ich von viel leichter zu behandelnden Objekten keine besseren gesehen habe, mehr oder weniger pathologische Bilder, die jedoch einerseits durch den Vergleich mit den durch Hitze abgetöteten Eiern, andererseits schon dadurch, daß sie,

gleichsam wie Sackgassen, nicht weiter führen, leicht als solche erkannt werden können.

Ich habe auf diese Weise vielfach die gleichen oder ähnlichen Bilder bekommen, wie sie in den Figuren VAN BENEDEN's, CARNOY's und NUSSBAUM's wiedergegeben sind, niemals jedoch die von CARNOY abgebildeten komplizierten Protoplasmastrahlungen, sei es nun, daß diese durch eine individuelle Eigentümlichkeit der von ihm untersuchten Eier, sei es, daß sie durch die Wirkungsweise seiner Konservierungsmethode bedingt sind.

Schließlich will ich nicht unerwähnt lassen, daß mir die Betrachtung eines und desselben Eies von verschiedenen Seiten durch Rotieren desselben vermittelst einer Verschiebung des Deckglases von großem Wert war. Dieses Verfahren, welches in einfachster Weise lehrt, wie die verschiedenen Bilder, die man nebeneinander findet, aufeinander zurückzuführen sind, ist, wie mir scheint, von meinen Vorgängern zu sehr vernachlässigt worden. So glaube ich besonders, daß einzelne Figuren, die VAN BENEDEN als aufeinanderfolgende Stadien beschreibt, nur verschiedene Ansichten des gleichen Stadiums repräsentieren.

Ehe ich an eine Beschreibung meiner Befunde gehe, möchte ich ein paar Worte über die Terminologie sagen, die ich bis jetzt gebraucht habe und auch im Folgenden anwenden werde. So sehr ich geneigt wäre, die einfachen und für gewisse Teilungen vorzüglich passenden Bezeichnungen FLEMMING's zu benutzen, so ungeeignet würde mir der Gebrauch dieser Terminologie für das vorliegende Objekt scheinen. Auf meinen Tafeln ist von Aster und Dyaster, Spirem und Dispirem nichts zu sehen, und auch von der Metakinese kann hier nicht die Rede sein. Es hieße dem Objekt Zwang anthun, wollte man die einzelnen Teilungsphasen mit den FLEMMING'schen Ausdrücken belegen. Wir besitzen eben noch keine allgemein anwendbare Terminologie und, solange eine solche nicht geschaffen ist, bleibt nichts übrig, als für die entsprechenden Stadien verschiedenartiger Teilungen verschiedene Bezeichnungen zu gebrauchen. Für die folgende Beschreibung genügen mir die Ausdrücke „Äquatorialplatte“ und „Tochterplatte“, welche, dem FLEMMING'schen Aster und Dyaster entsprechend, hinlänglich bekannt und prägnant sind. Handelt es sich einmal darum, eine für alle Teilungen passende Terminologie aufzustellen, so wird

dieselbe sicherlich mehr an diese Ausdrücke als an die Flemming'schen anzuknüpfen sein.

Ich bespreche die Reifung der beiden Ei-Varietäten getrennt und bezeichne dieselben nach den Autoren, welche die ausführlichste Beschreibung einer jeden gegeben haben, als „Typus Carnoy" und „Typus van Beneden".

a. Typus Carnoy.

Indem ich die Darstellung der Entstehung der Eier und der allmählichen Ausbildung des Keimbläschens, worüber meine Untersuchungen noch nicht völlig zum Abschluß gelangt sind, auf eine spätere Mitteilung verschiebe, beginne ich die Beschreibung mit jenem Zustande der Eier, in dem dieselben sich von der Rachis abgelöst haben und, abgerundet, zur Aufnahme des Spermatozoons reif sind.

Dabei beschränke ich mich in der Hauptsache auf den Bau und die Umwandlungen des Kerns, da ich in Bezug auf die Zellsubstanz den Resultaten meiner Vorgänger, besonders den detaillierten Angaben van Beneden's nur wenig Neues hinzuzufügen habe. In Fig. 7 und 1—6 (Taf. I) habe ich eine Serie von Eiern von dem Moment der Kopulation der Geschlechtszellen bis zur beginnenden Ausbildung von Ei- und Spermakern dargestellt, an welcher die allmählichen Umbildungen des Eileibes leicht verfolgt werden können.

Das Keimbläschen ist in dem oben genannten Stadium annähernd kugelig und wird von einer starken, deutlich doppelt konturierten Membran umschlossen, welche vollkommen homogen erscheint. Die äußere und innere Oberfläche derselben zeigen ein verschiedenes Verhalten; die Grenze gegen die Zellsubstanz ist stets eine sehr scharfe, was um so deutlicher hervortritt, als die Kernmembran und mit ihr die ganze achromatische Kernsubstanz an den Pikrin-Essigsäure-Präparaten ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzt, als alle Bestandteile des Zellleibes. Dagegen läßt sich zwischen der inneren Fläche der Membran und der achromatischen Kernsubstanz eine scharfe Grenzlinie nicht ziehen. Der erste Eindruck, den man von dieser im Kernraum, soweit derselbe nicht von den chromatischen Elementen eingenommen wird, gleichmäßig verteilten Substanz erhält, ist der, daß dieselbe aus dicht gelagerten, relativ groben Körnern besteht. Allein bei genauerer Analyse läßt sich mit Sicherheit die An-

schauung gewinnen (Fig. 7, Taf. I), daß es sich um ein sehr engmaschiges Gerüstwerk handelt, dessen dicke Stränge im optischen Schnitt als Granula imponieren. Die peripheren Balken dieses Retikulums scheinen unmittelbar in die Kernmembran überzugehen (Fig. 7), mit welcher sie im ganzen Habitus die vollkommenste Übereinstimmung aufweisen. Es liegt deshalb nahe, die Membran als eine modifizierte Rindenschicht der achromatischen Kernsubstanz aufzufassen, welche Betrachtungsweise durch die folgenden Umwandlungen des Keimbläschens noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Durch die außerordentliche Mächtigkeit einer vom Chromatin unabhängigen achromatischen Kernsubstanz unterscheidet sich das Keimbläschen unserer Eier sehr beträchtlich von den typischen Metazoënkernen und erinnert eher an solche der Protozoën, so besonders an die von Actinosphaerium.

Außer der den Kernsaft gleichmäßig durchsetzenden achromatischen Substanz enthält das Keimbläschen zwei chromatische Elemente (Fig. 7 u. ff.). Ich lege dem Ausdruck „chromatische Elemente“ oder „Kernelemente“ einen ganz bestimmten Sinn bei und verstehe darunter jene Gebilde, welche unter der Form von selbständigen Körnern, Stäbchen, Ringen oder Schleifen bei jeder karyokinetischen Teilung zur Beobachtung kommen und durch ihre Teilung in zwei Hälften die Bausteine für die Tochterkerne liefern. Ich gebrauche den indifferenten Namen „chromatisches Element“, da die der Form entlehnten oder aus der Entstehungsweise entnommenen Bezeichnungen „Schleife“, „Segment“ etc. eine allgemeine Anwendung nicht finden können.

Die zwei im Keimbläschen zu unterscheidenden Chromatinportionen gehen, wie sie sind, in die erste Richtungsspindel ein und verdienen deshalb schon jetzt die soeben definierte Benennung. Ihre Form und komplizierte feinere Struktur ist im Keimbläschen nicht so leicht zu erkennen, als später in der ersten Richtungsspindel. Denn sie liegen meist dicht neben- oder übereinander, ohne Regelmäßigkeit und nach verschiedenen Richtungen gekrümmt. Doch lassen einzelne Eier schon jetzt eine Analyse zu, und die in den Fig. 7—13 wiedergegebenen Präparate setzen uns in den Stand, ein vollkommen klares Bild dieser Verhältnisse zu gewinnen. Jedes chromatische Element besitzt annähernd die Form eines vierseitigen Prismas mit quadratischer Grundfläche, dessen Höhe die Breite stets um mehr als das doppelte übertrifft. In diesem Körper ist jedoch das Chromatin nicht gleichmäßig ver-

teilt, sondern zu vier der Achse des Prismas parallelen Stäbchen angeordnet, deren jedes eine der abgerundeten Kanten des Prismas bildet und so weit in den Binnenraum desselben vorspringt, daß am Querschnitt zwischen den vier Stäbchen ein feines Kreuz achromatischer Substanz übrig bleibt. Die vier Unterabteilungen eines jeden Elements lassen abermals eine feinere Zusammensetzung erkennen. Sie bestehen aus einer Anzahl, in der Regel sechs stärker sich färbenden verdickten Abschnitten, Körnern oder Scheiben, die durch schmälere, schwächer chromatische Portionen voneinander getrennt sind. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist diese Struktur in der Weise ausgebildet, daß an jedem Ende des Stäbchens ein größeres Korn seine Lage hat, der mittlere Teil von vier kleineren, mehr scheibenförmigen eingenommen wird. Alle vier in einem Element gelegenen Unterabteilungen zeigen in dieser Anordnung stets eine vollkommene Übereinstimmung; jedes Korn des einen Stäbchens hat sein Pendant in den drei anderen und steht mit diesen durch feine intensiv färbbare Brücken in Zusammenhang. Auf dem uns vorliegenden Stadium erkennt man solche Brücken nur zwischen benachbarten Kanten des Prismas; allein später zeigt es sich, daß auch diagonale Chromatinfädchen existieren.

Von dieser ganz regulären Anordnung, wie ich sie eben geschildert habe, finden sich häufig unwesentliche Abweichungen. Bald ist das Element als Ganzes nicht gerade gestreckt, sondern leicht gebogen, bald sind die einzelnen Stäbchen desselben paarweise nach verschiedenen Richtungen gekrümmt (Fig. 13 *a. b.* Taf. I), so daß bei gewisser Lagerung an einem oder an den beiden Enden eine Divergenz sichtbar wird, welche, sobald sie beträchtlicher wird, zu einer Unterbrechung der hier gelegenen Chromatinbrücken führt.

Diese beiden kompliziert zusammengesetzten Gebilde bezeichnet Carnoy als Keimflecke, „taches de Wagner". Eine solche Benennung ist dann gewiß gerechtfertigt, wenn man alle in einem Keimbläschen auftretenden distinkten Chromatinportionen mit diesem Ausdruck belegen will. Allein es dürfte meiner Meinung nach richtiger sein, die Bezeichnung „Keimfleck" auf jene charakteristischen, meist kugeligen Gebilde zu beschränken, wie sie, einfach oder in größerer Zahl, von den meisten Kernen unreifer Eier bekannt sind. Es wird dann mit diesem Namen etwas von den in gewöhnlichen Kernen vorhandenen Strukturen Verschiedenes bezeichnet, Gebilde, über deren Beziehungen zu den Gerüsten oder

den chromatischen Elementen anderer Kerne wir noch nicht aufgeklärt sind. Acceptieren wir diese Beschränkung, so besitzen die uns vorliegenden Eier, wenigstens in dem besprochenen Stadium, überhaupt keinen Keimfleck; denn die beiden beschriebenen Chromatinportionen sind, wie wir im Folgenden sehen werden, völlig homolog den bei allen karyokinetischen Teilungen auftretenden chromatischen Elementen.

Außer dieser begrifflichen Differenz zwischen Carnoy und mir ist jedoch noch ein viel bedeutenderer Unterschied zwischen seiner Auffassung und der meinigen hervorzuheben. Carnoy betrachtet jede der von mir als chromatische Elemente bezeichneten Portionen als eine Gruppe von vier Elementen, deren also das Keimbläschen nicht zwei, sondern acht enthielte. Er erklärt jedes der von mir als Unterabteilungen beschriebenen Stäbchen als selbständig und für sich den bei anderen Teilungen zu beobachtenden Elementen gleichwertig. Allein wenn ich hinzufüge, daß die chromatischen Brücken zwischen den vier zusammengehörigen Stäbchen Carnoy vollständig entgangen sind, wie denn überhaupt seine Abbildungen in verschiedener Hinsicht einen mangelhaften Konservierungszustand verraten, so erklärt sich diese Differenz zur Genüge. Zugleich aber rechtfertigen diese Verbindungen meine Auffassung, besonders, wenn ich hier vorgreifend erwähne, daß die vier auf solche Weise zusammenhängenden Stäbchen nichts anderes sind, als die einstweilen vorbereiteten Tochter- und Enkelelemente, welche durch die beiden nun folgenden Teilungen voneinander getrennt werden sollen.

Carnoy könnte zur Stütze seiner Auffassung die allmähliche Ausbildung des Keimbläschens, wie sie von ihm dargestellt worden ist, heranziehen. Ein kontinuierlicher Knäuel soll sich hierbei in acht Stäbchen segmentieren, die sich in zwei Gruppen von je vieren, die „Keimflecke“, sondern. Die Betrachtung eines jeden Stäbchens als selbständig wäre demnach entwickelungsgeschichtlich begründet. Allein der Beweis, daß die Entwickelung wirklich so verläuft, scheint mir nicht erbracht zu sein. Carnoy gibt zwar ein deutliches Bild von jenem Stadium, wo der frühere Knäuel in getrennte Stäbchen zerfallen ist; sonderbar ist an dieser Figur nur das eine, daß sie nicht acht Stäbchen, wie Carnoy angibt, sondern ohne Zweifel deren neun enthält. Die beiden vermittelnden Stadien aber zwischen diesem und dem ausgebildeten Keimbläschen lassen von den isolierten Stäbchen nichts mehr wahrnehmen; man kann in den Figuren zwar zur Not eine Sonderung

des Chromatins in zwei Gruppen erkennen, diese aber zeigen nur ein unklares Gewirre von Fäden, keine Spur von den vorher und später so deutlichen Stäbchen. Es ist mir nun nach meinen eigenen Beobachtungen überdies sehr zweifelhaft, ob jenes von Carnoy beschriebene Stadium der Segmentierung überhaupt existiert. An meinen Präparaten habe ich es nicht auffinden können, obgleich die untersuchten Eiröhren die entsprechenden Stadien der sich teilenden Keimzellen in tadelloser Konservierung enthalten. Ich hoffe, an Stelle dieses negativen Befundes demnächst positive Angaben über die Ausbildung der beiden chromatischen Elemente setzen zu können.

Wie ich das Keimbläschen geschildert habe, so besteht es zur Zeit, wo das Spermatozoon ins Ei eindringt; bald darauf beginnt es sich in die erste Richtungsspindel umzubilden. Die Spindel geht ausschließlich aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens hervor, und diese wird allem Anschein nach vollständig in die Spindel aufgenommen; eine Thatsache von doppeltem Interesse: einerseits ein schlagendes Beispiel für die Bildung der Kernspindel aus „Kernsubstanz", andererseits ein Fall, wo nicht nur ein Teil des Keimbläschens, wie es die Regel zu sein scheint, sondern dessen ganze Masse in die Bildung der karyokinetischen Figur einbezogen wird.

Die Entstehung der Spindel läßt sich deswegen leichter als in anderen Fällen verfolgen, weil die chromatischen Elemente einen viel geringeren Raum einnehmen, also weniger verdecken als in anderen Kernen. Die Umwandlung beginnt damit, daß das Keimbläschen seine regelmäßige Begrenzung aufgiebt, indem es zunächst an einzelnen Stellen (Fig. 8) sich zu Ecken oder Zacken erhebt, ein Prozeß, der mit einer Bewegung der ganzen achromatischen Substanz verbunden sein muß, indem dieselbe allen Erhebungen der Membran folgt. Häufig habe ich auf diesen frühesten Stadien die Membran noch in ihrer früheren Schärfe und Deutlichkeit konstatieren können, es schien mir an manchen Präparaten sogar, als wenn sie allein einen Fortsatz gebildet hätte.

Allein bald ändert sich das Bild; die Konturen der Membran werden verschwommen und diskontinuierlich, schließlich sieht man an ihrer Stelle nur eine Schicht grober Körner, die sich in keiner Weise von der achromatischen Substanz des Keimbläschens unterscheiden (Fig. 9, Taf. I). Es wäre demnach möglich, daß die Membran völlig verschwunden ist; wahrscheinlicher aber ist

wohl die Annahme, daß sie sich in die Körner oder, besser gesagt, in ein knotiges Netzwerk, das kontinuierlich in das innere Gerüst übergeht, aufgelöst hat.

Allmählich werden die Formveränderungen beträchtlicher. Es ist schwer zu sagen, ob dabei das ursprüngliche Volumen des Keimbläschens vollständig gewahrt bleibt, auch aus dem Grunde, weil die Größe des noch kugeligen Keimbläschens von einem Ei zum andern nicht unerheblich wechselt. Von großem Interesse ist die mit den Formveränderungen einhergehende Strukturveränderung der achromatischen Substanz. Während im ruhenden Keimbläschen die einzelnen Körner oder Gerüstknoten ganz gleichmäßig verteilt waren, sich durchaus in keiner besonderen Weise gruppieren ließen, zeigt sich in dem amöboid gewordenen Körper deutlich eine streifige Differenzierung, an sich betrachtet, sehr unregelmäßig und wechselnd, aber in bezug auf die Gestalt der ganzen Masse entschieden gesetzmäßig, ganz allgemein etwa so zu charakterisieren: wo sich die Oberfläche des Keimbläschens zu einem Fortsatz erhebt, da erscheint in diesem in der gleichen Richtung eine faserige Anordnung. Am besten läßt sich dies durch den Hinweis auf die beigegebenen Abbildungen (Fig. 10*a* und *b*, Taf. I) erläutern. Von den Ecken und Zacken strahlen divergierende Fasern aus, ist ein Fortsatz stumpf, d. h. annähernd eben begrenzt, so ziehen von dieser Fläche parallele Fasern ins Innere. Häufig läßt sich ein Faden von einer Spitze zur benachbarten verfolgen; nicht selten sieht man Stellen, an denen sich die verschieden gerichteten Fasern zu durchkreuzen scheinen. Ihrer Entstehung gemäß sind dieselben, wenigstens anfangs, nicht homogen, sondern körnig, ja es kommt häufig vor, daß man deutlich den Eindruck von Streifung erhält, ohne daß es gelingt, distinkte Fasern zu verfolgen.

Betrachtet man auf diesem Stadium das Keimbläschen, wenn es jetzt noch diesen Namen verdient, von allen Seiten, so bietet jeder optische Schnitt ziemlich das gleiche Bild (Fig. 10 *a*, *b*), das annähernd an die Figuren von mehrpoligen Spindeln erinnert; keine Richtung scheint vor der andern den Vorzug zu haben. Erst nach einiger Zeit erscheint eine solche Ungleichwertigkeit, indem bei gewisser Lagerung (Fig. 11 *b*) die bekannte regelmäßige Form und Streifung der Kernspindel erscheint, womit jedoch die anders gerichtete Faserung keineswegs verschwindet. Sieht man auf eine solche eben entstandene und noch niedrige Spindel vom Pol (Fig. 11 *a*), so erblickt man im optischen Äquatorialschnitt

noch immer die zackige Begrenzung und die an mehrpolige Spindeln erinnernde Streifung.

Während dieser Umwandlungen gewinnen die chromatischen Elemente eine bestimmte gegenseitige Lagerung, die allerdings nicht selten schon im ruhenden Keimbläschen vorhanden ist. Ihre Achsen stellen sich in eine Ebene, meist sogar einander parallel, und zwar so, daß von den vier Unterabteilungen eines jeden Elements zwei auf die eine, zwei auf die andere Seite dieser Ebene zu liegen kommen. Zeigt sich die erste Andeutung der zwei definitiven Pole, so ist diese Lagerung stets erreicht; die Ebene, zu welcher die beiden Elemente die beschriebene regelmäßige Stellung einnehmen, wird zur Äquatorialebene der Spindel.

Die Art der Spindelbildung, wie ich sie hier beschrieben habe, weicht nicht unerheblich ab von den Angaben, die Carnoy hierüber gemacht hat. Nach seinen Beobachtungen wird die Kernmenbran aufgelöst, Kernsubstanz und Zellsubstanz mischen sich, bis schließlich die beiden Chromatingruppen direkt von gewöhnlichem Protoplasma umgeben sind. Nun tritt im Umkreis derselben von neuem ein Hof helleren Plasmas auf, aus dem die Spindel hervorgeht, und der wahrscheinlich mit dem früheren Kernplasma identisch ist. Die wesentlichste Abweichung liegt in der von Carnoy betonten und in Fig. 13*a* deutlich abgebildeten völligen Vermischung von Kern- und Zellsubstanz, und wenn auch Carnoy annimmt, daß schließlich das Protoplasma des Zellleibes wieder zurückgedrängt wird und die Spindel, wie nach meiner Darstellung, aus dem Reticulum des Keimbläschens hervorgeht, so ist dies bei ihm doch nur eine Hypothese.

Man muß bei der Variabilität, die sich für die Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala herausgestellt hat, in der Beurteilung der Resultate anderer Beobachter sehr vorsichtig sein. Ich kann also nur sagen: vorausgesetzt, daß die Bildung der Spindel stets in ein und derselben Weise sich vollzieht, so geht der Prozeß so vor sich, wie ich ihn geschildert habe; denn ich habe einerseits genügenden Grund, die Konservierung meiner Eier für eine bessere zu halten als die der Carnoy'schen, andererseits liegt mir der Vorgang in einer kontinuierlichen Reihe von Bildern vor, während die Figuren Carnoy's denselben nicht ohne Lücken und Sprünge zur Anschauung bringen.

Speziell über die Konservierung möchte ich hier einige Bemerkungen machen. Ich weiß aus vielen mißglückten Versuchen,

2*

daß von allen Stadien der Richtungskörperbildung, auch von denen, die nach völliger Ausbildung der Eihüllen sich vollziehen, keines schwieriger zu erhalten ist als das der Spindelentstehung. Es gilt dies ja für die Gewebezellen in gleicher Weise. Es scheint mir, daß dieser im Vergleich zu allen anderen Teilungsstadien vorzüglich „kinetische“ Prozeß am leichtesten gestört werden kann, auch durch Einwirkung sonst guter Reagentien, wie ja gewisse Organismen in bestimmten Zuständen ihrer Körperform gar nicht oder doch nur sehr schwer konserviert werden können. Auch mag, worauf ich erst in der letzten Zeit aufmerksam geworden bin, die Abkühlung der Eier in Fällen, wo dieselben nicht direkt dem Wirt entnommen, abgetötet werden, auf die karyokinetischen Figuren schädigend einwirken. Eines habe ich stets gefunden: wo der Eileib Anzeichen einer nicht völlig gelungenen Konservierung verrät, da ist die Figur der Spindelentstehung stets verdorben, während das noch ruhende Keimbläschen auch an solchen Eiern nicht wesentlich anders erscheint als sonst.

Carnoy's Abbildungen, die sich auf unser Stadium beziehen, lassen keinen Zweifel, daß seine Eier in ihrer Protoplasmastruktur schlecht erhalten sind. An lebenden und gut konservierten Eiern sieht man die Zellsubstanz von scharf begrenzten kugeligen Hohlräumen verschiedenster Größe durchsetzt (Fig. 7, Taf. I), welche Dotterkörper enthalten. Diese Struktur ist an den Eiern Carnoy's bedeutend modifiziert. Die Vakuolen sind nicht mehr kugelig, sondern ganz unregelmäßig, großenteils zusammengeflossen und mit dem Protoplasma gemischt, das undeutlich und fetzig dagegen abgegrenzt ist. Die Zeichnungen machen auf mich den Eindruck, als seien die Eier zum Teil gequetscht, und diese Annahme gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß Carnoy's Figuren, die bei Anwendung von Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 1. gezeichnet sind, größer sind als die meinigen bei Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.

Gerade das in Figur 13 von Carnoy dargestellte Präparat, welches die Kern- und Zellsubstanz völlig gemischt zeigt, gehört zu den am schlechtesten konservierten; dürfen wir dieses aber streichen und etwa von Fig. 11 zu 14 übergehen, so ist im wesentlichen eine Übereinstimmung in unseren Resultaten erzielt.

Wir haben die Kernfigur auf jenem Stadium verlassen, wo zwei opponierte Lappen des unregelmäßig gestalteten Körpers über die anderen das Übergewicht gewonnen haben. Liegen diese beiden bevorzugten Pole in einer zur optischen Achse senkrechten Ebene

(Fig. 11 *b*, 12 *b*), so erhält man das Bild der Kernspindel. Diese Figur ist zunächst noch niedrig, die einzelnen Fasern sind körnig und verschwommen.

Während die Spindel nun an die Oberfläche rückt, ein Prozeß, für den ich nichts entdeckt habe, was sich als ein aktives Moment betrachten ließe, streckt sie sich in der Richtung ihrer Achse sehr bedeutend, die Fasern werden feiner, scharf und homogen (Fig. 14 und 16).

Ein Blick auf die Figuren 14 und 16 lehrt, daß der Ausdruck „Spindel" für unsere Figur sehr wenig entsprechend ist, vor allem deswegen, weil die Enden nicht zugespitzt, sondern gerade abgestumpft sind; die Figur endigt beiderseits nicht in Punkten, den „Polkörperchen", sondern in breiten Platten. Diese machen aber nicht den Eindruck von etwas Selbständigem, sondern von integrierenden Bestandteilen des faserigen Körpers. Jede Platte scheint aus einer einfachen Schicht von Körnern zu bestehen, welche kontinuierlich in die Spindelfasern sich fortsetzen. Sie läßt sich demnach mit gewissen Membranen vergleichen, die in gleicher Weise als verdickte und modifizierte Endknoten eines Reticulums erscheinen, wie wir ja auch für die Membran des Keimbläschens unserer Eier eine solche Struktur als wahrscheinlich erkannt haben. Eine spezifische „Polsubstanz" liegt in unserem Fall gewiß nicht vor.

Unterzieht man die zwischen den beiden Polplatten sich erstreckende Faserung einer sehr sorgfältigen Prüfung, so macht es den Eindruck, als zögen die einzelnen „Spindelfasern" nicht als isolierte Fädchen von einem Pol zum andern, sondern als wären dieselben nur zu fast völligem Parallelismus gestreckte Abschnitte eines Gerüstes. Wenn man ein Gumminetz mit engen Maschenräumen mit zwei entgegengesetzten Seiten an Stäbchen befestigen und diese dann voneinander entfernen würde, so müßte in der Ebene ein Bild entstehen, wie ich körperlich die Struktur der Spindel auffasse. Daß das Ganze ein zusammenhängendes Gerüstwerk ist, dafür sprechen besonders die Ansichten vom Pol, welche die optischen Schnitte der Spindelfasern zugleich als Componenten eines transversalen, freilich viel undeutlicheren, Streifensystems erkennen lassen (Fig. 15 *a*, *b*, *c*).

Die Gesamtform der Figur läßt sich am besten als ein Kompositum aus zwei mit ihren Grundflächen aneinandergefügten symmetrischen Kegelstümpfen beschreiben (Fig. 16). Die beiden durch die Äquatorialebene unterscheidbaren Spindelhälften stoßen

demnach hier mit einer mehr oder weniger scharfen Kante aneinander (Fig. 14 und 16). Der Querschnitt ist nicht rund, sondern annähernd oval, sogar biskuitförmig (Fig. 15), die ganze Figur gegen das umgebende Protoplasma sehr scharf abgegrenzt. Vergleicht man den Querschnitt der fertigen Spindel mit dem der eben erst angelegten (Fig. 11 *a*), so erkennt man, daß die anfänglich unregelmäßig sternförmige Begrenzung desselben sich allmählich (Fig. 12 *a*) abrundet, so daß schließlich nur noch die oben erwähnte transversale Faserung an diesen früheren Zustand erinnert.

Von Protoplasmastrahlung habe ich während der ganzen Richtungskörperbildung keine Spur wahrgenommen. Die Spindel liegt wie ein Fremdkörper im Ei, ohne irgend welche sichtbare Einwirkung auf die Zellsubstanz; auch grenzen die Polplatten nicht selten an Dottervakuolen, was eine Strahlung von vornherein ausschließt.

Diesem negativen Befund stehen die sehr positiven Angaben Carnoy's gegenüber, der Protoplasmastrahlungen von einer Mächtigkeit und Mannigfaltigkeit abbildet, wie sie bei normalen Zellteilungen noch niemals gesehen worden sind. Dagegen kennen wir durch die neuesten Untersuchungen der Brüder Hertwig [1]) zum Teil sehr ähnliche Erscheinungen von Eiern, die unter abnorme Bedingungen gebracht worden waren. Es muß diese Übereinstimmung von vornherein den Verdacht erwecken, daß auch an den Eiern Carnoy's pathologische Prozesse sich abgespielt haben, ehe dieselben abgetötet worden sind, eine Vermutung, die bereits von den genannten Forschern geäußert worden ist. Carnoy unterscheidet drei Arten von Protoplasmastrahlung:

1) asters terminaux, die bekannten, von den Polen ausgehenden Radiensysteme,

2) asters latéraux, die an den chromatischen Elementen ihren Ursprung nehmen,

3) asters accessoires, deren Centra ohne direkte Beziehung zur Spindel im Protoplasma liegen.

Alle drei Arten können zusammen vorkommen, so daß der ganze Eikörper von Strahlensystemen durchsetzt ist. Am konstantesten sind die „asters terminaux“, aber auch diese zeigen in dem Grade und in der Art ihrer Ausbildung die größten Schwankungen.

---

1) l. c.

Da die meisten der Carnoy'schen Eier auch in der Kernspindel selbst deutliche pathologische Veränderungen zeigen, die, wie ich unten erörtern werde, zu einer Teilung nicht führen können, so kann es für die „asters latéraux“ und „accessoires“, die noch niemals bei einer normalen Zellteilung beobachtet worden sind, wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie gleichfalls als krankhaft aufzufassen sind.

Es bliebe also noch die allgemein verbreitete Polstrahlung übrig, und somit immerhin eine beträchtliche Differenz zwischen den Carnoy'schen Figuren und den meinigen. Ich muß mich zunächst gegen die Vermutung verwahren, daß die Protoplasmastrahlung an meinen Eiern nicht erhalten gewesen oder daß sie mir entgangen wäre. Es läßt sich dies durch den Hinweis auf die vorzügliche Konservierung der Spindel und durch den Umstand, daß ich die Polradien auf späteren Stadien, nämlich an den ersten Furchungsspindeln, mit der größten Deutlichkeit wahrgenommen habe, nahezu als ausgeschlossen betrachten. Außerdem aber macht, wie schon oben erwähnt, die Konfiguration des Protoplasmas das Auftreten der Polstrahlung in vielen Fällen unmöglich, dann nämlich, wenn die Polplatten der Spindel ganz oder zum Teil an größere Vakuolen angrenzen. Es zeigt sich in dieser Hinsicht durchaus kein Unterschied zwischen der polaren und seitlichen Begrenzung der Figur, nicht die geringste specifische Beziehung der Pole zur Zellsubstanz. Ich muß demnach für meine Eier die Existenz der Polstrahlung, ja für viele Fälle auch schon die Möglichkeit des Vorkommens derselben in Abrede stellen.

Wie oben für die Entstehung der Spindel, so lasse ich auch hier die Möglichkeit offen, daß bei verschiedenen Individuen der Vorgang unter abweichenden Erscheinungen sich vollzieht, das eine Mal mit, ein anderes Mal ohne Strahlung. Aber auch die Möglichkeit einer Übereinstimmung scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein. Fasse ich die einzelnen in Vorstehendem betrachteten Punkte noch einmal zusammen: Das völlige Fehlen jeglicher Protoplasmastrahlung in allen meinen Präparaten, an deren guter Konservierung zu zweifeln kein Grund vorliegt, das Fehlen derselben an einigen der Carnoy'schen Abbildungen und die außerordentliche Variabilität ihrer Mächtigkeit und Anordnung an anderen, endlich die Thatsache, daß in den Eiern Carnoy's vielfach anderweitige Strahlungen vorliegen, von denen es nicht zweifelhaft sein kann, daß sie pathologisch sind, so scheint mir der Schluß

eine gewisse Berechtigung zu haben: wenn durch die Einwirkung unserer Reagentien im ganzen Bereich des Eikörpers, speciell an der Kernfigur (von den Chromatingruppen ausgehend), überhaupt Protoplasmastrahlungen hervorgerufen werden können, so können solche abnorme Strahlensysteme auch an den Spindelpolen entstehen, wo sie dann als Homologa der sonst bekannten Polsonnen erscheinen; kurz, ich halte es für möglich, daß auch die „asters terminaux“ Carnoy's pathologische Bildungen sind.

Es mag bei dem Standpunkt, den wir den Zellstrukturen gegenüber heutzutage einnehmen, vielleicht von geringer Wichtigkeit scheinen, ob an einer Kernspindel Polradien vorkommen oder nicht; allein es wäre doch möglich, daß diese Differenz, mit anderen zusammengehalten, uns über die bei der Zellteilung wirkenden Kräfte einigen Aufschluß gewähren könnte. Aus diesem Grunde habe ich diesen Verhältnissen eine etwas ausführliche Besprechung gewidmet.

Die Lagerung der chromatischen Elemente, wie wir sie bei dem ersten Auftreten der zweipoligen Figur kennen gelernt haben (Fig. 11 und 12), ist in der ausgebildeten Spindel noch genau die nämliche (Fig. 14, 15, 16), dagegen hat ihre Form, wie eine Vergleichung der Fig. 15 mit Fig. 12 lehrt, eine Änderung erfahren. Die beiden Elemente sind beträchtlich kürzer geworden, die vier Unterabteilungen dementsprechend dicker und dichter aneinander geschmiegt; die früher so scharf hervortretende Zusammensetzung der Stäbchen aus chromatinreicheren und -ärmeren Abschnitten ist fast völlig verschwunden. Da um diese Zeit die äußere Perivitellinhülle (Fig. 16) bereits eine beträchtliche Dicke erreicht hat, und demnach das Reagens vielleicht nicht in der gleichen Weise wirken kann wie auf die noch nackten Eier, so ist es nicht ausgeschlossen, daß diese Formdifferenzen künstliche sind. In den meisten Fällen stehen die beiden Elemente mit ihren Achsen einander parallel, so daß man bei gewisser Profilansicht beide von den Enden erblickt und so den Eindruck von je 4 zu einem Quadrat zusammengeordneten chromatischen Körnern erhält, zwei auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene (Fig. 14, 16). Die Polansicht zeigt dann vier parallele Chromatinstäbchen (Fig. 15 *a, b*), je zwei dicht aneinander geschmiegt und durch die beschriebenen Chromatinbrücken miteinander in Verbindung. Die Achsen der Stäbchen können jedoch auch einen beliebigen Winkel miteinander bilden,

(Fig. 15 *c*), so daß man unter Umständen bei seitlicher Ansicht das eine im Querschnitt, das andere im Profil zu sehen bekommt.

Die beiden Elemente liegen in einem gewissen Abstand voneinander, der bei paralleler Stellung der Achsen den Durchmesser eines Elementes stets um etwas übertrifft. Im übrigen fand ich sie stets so gelagert, daß sie nach außen von einer nicht unbeträchtlichen Schicht achromatischer Substanz umhüllt sind, also mit keinem Punkt die Oberfläche der Spindel berühren (Fig. 15). Einige Worte verdient noch die Äquatorialebene der achromatischen Figur. Ich habe schon oben erwähnt, daß hier die Spindel sich zu einer mehr oder weniger scharf hervorspringenden Kante erhebt. Von dieser Stelle, die am optischen Längsschnitt als ein stumpferer oder spitzerer Winkel erscheint, sieht man meist sehr deutlich eine achromatische Linie in äquatorialer Richtung nach innen verlaufen, wo sie an das zunächst gelegene Element sich ansetzt. Dieses Verhalten ist in den Figuren 14 und 16 zu erkennen.

Die geschilderte regelmäßige Anordnung und Lagerung der chromatischen Elemente, von welcher ich an keinem einzigen gut konservierten Ei auch nur die geringste Abweichung gesehen habe, und die für das Verständnis der Teilung von der größten Bedeutung ist, ist Carnoy gänzlich unbekannt geblieben. Die beiden Chromatingruppen sind zwar auch an seinen Abbildungen ungefähr im Äquator der Spindel gelagert; allein die vier Stäbchen, aus denen jede Gruppe besteht, sollen die verschiedensten Lagebeziehungen zu einander einnehmen. In manchen Fällen liegen sie einander parallel und zeigen dann, wenigstens an einigen der Carnoy'schen Abbildungen, ganz die von mir beschriebene Anordnung; meistens aber sind sie ganz regellos durcheinander geworfen, und nun macht jede Gruppe den Eindruck eines unregelmäßig gelappten Körpers, der erst bei genauerer Betrachtung seine Zusammensetzung aus vier Stäbchen erkennen läßt.

Was nun diese Differenz zwischen Carnoy's Befunden und den meinigen betrifft, so halte ich es für völlig sicher, daß seine unregelmäßigen Bilder aus der schlechten Konservierung seiner Eier zu erklären sind. Der gewichtigste Grund für diese Annahme ist wohl der, daß die von mir konstatierte Struktur in der engsten Beziehung zur Teilung steht, daß man die Endstadien, wie sie auch Carnoy abbildet, aus jener unregelmäßigen Anordnung gar nicht erklären kann. Eine Variabilität in dieser Hinsicht scheint mir demnach ausgeschlossen zu sein. Wir haben

weiterhin schon gesehen, daß sowohl das Protoplasma, als auch die Kernspindel an den Präparaten Carnoy's die deutlichsten Anzeichen einer mangelhaften Konservierung aufweisen, wir sind daher auch berechtigt, eine solche Annahme für die chromatische Substanz zu machen, die ja, wie allenthalben konstatiert worden ist, in hohem Grade zu Veränderung neigt. Carnoy selbst berichtet an einigen Stellen seiner Abhandlung, daß die von ihm benutzten Präparationsmethoden die chromatischen Elemente nicht selten alterieren, d. h. noch unregelmäßigere Bilder liefern als diejenigen, welche er abgebildet hat und für normal hält. Unter seinen Zeichnungen finden sich jedoch einige, welche annähernd oder vollkommen mit meinen Präparaten übereinstimmen, wo also die vier Stäbchen zu einem vierseitigen Prisma aneinandergefügt und so in der Spindel gelegen sind, daß zwei Stäbchen auf der einen, die anderen zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene ihren Platz finden. Es sind dies die Figuren 9, 25, 36, besonders aber 20, 31 und 32. Speziell die Figur 31 zeigt genau dasselbe Bild, welches ich regelmäßig erhalten habe. Auch die Figur 19 *a* scheint mir hierher zu gehören, obwohl sie von Carnoy in anderer Weise gedeutet wird. Hier sollen die vier gekrümmten Stäbchen jeder Gruppe einander parallel und in einer Fläche dicht aneinander liegen. Ich glaube dagegen, daß es sich hier um zwei ganz reguläre prismatische Elemente handelt, welche im Profil zu sehen sind, so daß von jedem nur zwei Stäbchen sichtbar werden. Dann ist das, was Carnoy als die Köpfe von vier Stäbchen betrachtet, nichts anderes als die verdickten Körner eines einzigen Stäbchens, welche mit den entsprechenden des anderen durch die oben von mir beschriebenen chromatischen Brücken in Verbindung stehen. So wäre gerade diese scheinbar sehr abweichende Figur, die in ihrer Regelmäßigkeit den Gedanken an eine durch Reagentienwirkung verursachte Verschiebung kaum aufkommen läßt, am besten mit den meinigen in Übereinstimmung.

Die Spindel kann an der Oberfläche des Eies jede beliebige Lage einnehmen. In den allermeisten Fällen steht sie mit ihrer Längsachse in einem Eiradius (Fig. 2 und 3), viel seltener schräg (Fig. 16) oder der Oberfläche parallel. Man könnte nach Analogie anderer Eier vermuten, daß diese wechselnde Lagerung nur verschiedene Entwicklungsstadien repräsentiere, daß schließlich auch hier stets die gleiche Stellung, nämlich die radiale, erreicht werde. Dies ist, wie die folgenden Stadien lehren werden, nicht der Fall. Allein wenn auch, infolge dieser verschiedenen Stellung der Spindel,

die Ablösung des ersten Richtungskörpers variiert, ja sogar ganz unterdrückt werden kann, so vollzieht sich doch die Kernteilung stets genau in der gleichen Weise als typische Karyokinese.

Wir gelangen damit zu dem entscheidenden Punkt des ganzen Vorgangs, zu dem Modus der Teilung. Ich halte es für zweckmäßig, zuerst meine Beobachtungen über die Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers im Zusammenhang vorzutragen und dann von diesem Standpunkt aus die Darstellungen Schneider's, Nussbaum's und Carnoy's einer Besprechung zu unterziehen.

Hat die Spindel ihre definitive Lage, in der die Teilung vor sich gehen wird, erreicht, so erleidet sie eine sehr auffallende Rückbildung, die erstens in einer Verkleinerung aller ihrer Dimensionen und zweitens in einem völligen Verschwinden der Faserung besteht (Figur 17). Die Längsachse der achromatischen Figur wird auf etwa die Hälfte ihres Betrages vermindert. Steht die Spindel radial (Fig. 17), so behält die äußere Polplatte ihre Lage an der Oberfläche des Eies bei, die innere wird ihr genähert. Die Polplatten selbst bewahren, soweit sich dies bei der Variabilität der einzelnen Figuren ermessen läßt, ihren früheren Durchmesser. Stets verschwindet die scharfe Kante, mit welcher die beiden Spindelhälften im Äquator zusammenstoßen, die seitliche Spindelbegrenzung rundet sich ab zu einer von der einen Polplatte zur andern ziehenden konvexen Kontur, welche der ganzen Masse ungefähr die Form einer Tonne verleiht. Mit dieser Änderung ist eine Verkürzung des äquatorialen Durchmessers verknüpft, welche in der Regel zu einer dichteren Aneinanderlagerung der beiden chromatischen Elemente führt. Hand in Hand mit der Verkleinerung der Spindel geht das Verschwinden der faserigen Differenzierung, von der schließlich keine Spur mehr zu entdecken ist; die Kernsubstanz sieht entweder gleichmäßig granuliert oder ganz homogen aus, Unterschiede, die vielleicht in einer verschiedenen Wirkungsweise des Reagens ihren Grund haben. Stets aber ist die Kernsubstanz aufs deutlichste von der Zellsubstanz zu unterscheiden und scharf gegen diese abgegrenzt. Der ganze Prozeß dieser Rückbildung muß sich sehr rasch vollziehen, da auf Hunderte von fertigen Spindeln nur einige wenige in dem beschriebenen Stadium angetroffen werden. Sobald er vollendet ist, scheint auch sofort die Spaltung der chromatischen Elemente zu beginnen; wenigstens habe ich nicht eine einzige homogen gewordene Kernfigur gesehen,

an der nicht die ersten Spuren einer Trennung der Tochterelemente vorhanden gewesen wären.

Die Teilung der chromatischen Elemente ist eine Längsspaltung, die durch die beschriebene Struktur derselben bereits vorgebildet, und deren Richtung durch die Lagerung der Elemente gekennzeichnet ist. Sie erfolgt so, daß die auf der äußeren Seite der Äquatorialebene gelegene Hälfte eines jeden Elements nach dem äußeren, die andere nach dem inneren Pol sich bewegt (Fig. 17 bis 20).

Ich habe diesen Prozeß an einer Reihe gleicher und aufeinanderfolgender Stadien mit solcher Sicherheit konstatieren können, daß jeder Zweifel ausgeschlossen ist.

Jede Tochterplatte besteht, wie sich aus dem Teilungsmodus ergiebt, aus zwei Doppelstäbchen, die in einer Ebene liegen und auch während ihrer Wanderung zu den Polen in einer Ebene verbleiben. Die Bilder, die man erhält, sind demnach, wie die der Äquatorialplatte, sehr regelmäßige. Lagen, wie es ja meistens der Fall ist, die Achsen der beiden Elemente einander parallel, so erhält man bei gewisser seitlicher Ansicht zwei mehr oder weniger weit voneinander entfernte parallele Reihen von je vier Kugeln (Fig. 18, 19, 20), je zwei einer Reihe dicht nebeneinander und durch ein feines Chromatinfädchen miteinander verbunden. Die Ansicht vom Pol ist von der der Äquatorialplatte nicht zu unterscheiden, nur durch die Einstellung läßt sich, wenn die Teilung bereits vorgeschritten ist, erkennen, daß zwei parallele Platten untereinander liegen. Der Querschnitt der Spindel wird, wie wir gesehen haben, vom Äquator gegen die Pole zu successive kleiner. Diesem verminderten Raum müssen sich die Tochterelemente jeder Seite anbequemen und rücken infolgedessen immer näher aneinander (Fig. 19, 20, 21), so daß auf vorgeschritteneren Stadien bei der seitlichen Betrachtung die vier Kugeln jeder Reihe dicht aneinander liegen, und deshalb die paarweise Zusammengehörigkeit derselben oft kaum mehr hervortritt.

Während sich die beiden aus einem Element hervorgegangenen Tochterelemente voneinander entfernen, sieht man zwischen beiden noch lange feine chromatische Fädchen ausgespannt (Fig. 18, 19, 25, 27 Taf. I, Fig. 47 Taf. II). Es sind dies die oben besprochenen Chromatinbrücken, welche beim Auseinanderweichen der Tochterplatten nicht sofort unterbrochen, sondern gedehnt werden, bis sie endlich durchreißen, und die jedem Tochterelement anhängende

Portion in dieses eingezogen wird. Während wir solche Brücken auf früheren Stadien nur zwischen den Stäbchen benachbarter Kanten des Prismas konstatieren konnten, lassen sie sich jetzt in gekreuztem Verlauf auch zwischen opponierten Kanten nachweisen (Fig. 18 Taf. I, Fig. 47 Taf. II).

Die sichtbaren Veränderungen der achromatischen Figur während des Teilungsprozesses bestehen wesentlich darin, daß der Raum zwischen den beiden Tochterplatten heller wird und daß in demselben nun eine neue faserige Anordnung auftritt, welche von einer Tochterplatte zur andern zieht. So entstehen die achromatischen „Verbindungsfasern", die, je länger sie infolge der allmählichen Entfernung der Tochterplatten voneinander werden, um so deutlicher hervortreten (Fig. 19, 20, 25 etc.), wenigstens im Bereich der chromatischen Elemente selbst, während nach außen meist nur eine verschwommene körnige Streifung zu sehen ist.

Die äußere Tochterplatte scheint stets bis dicht an die äußere Polplatte heranzurücken (Fig. 20, 28); man ist häufig nur noch imstande, eine feine achromatische Kontur nach außen von derselben zu entdecken. Dagegen habe ich zwischen innerer Pol- und Tochterplatte in der Regel noch einen relativ beträchtlichen Abstand konstatieren können (Fig. 20, 21).

Um den Modus der Abtrennung des ersten Richtungskörpers, der etwas variabel ist, erläutern zu können, muß ich vorher mit einigen Worten der Umwandlungen gedenken, welche die Zellsubstanz bis zu diesem Stadium durchgemacht hat. Die äußere Perivitellinschicht hat um diese Zeit ihre definitive Dicke erreicht; die Membran der Eizelle liegt derselben, wenn nicht eine Schrumpfung erfolgt ist, dicht an, ist aber stets deutlich davon zu unterscheiden. Das anfänglich ziemlich gleichmäßig verteilte Protoplasma hat sich gegen das Zentrum des Eies, welches jetzt vom Spermatozoon eingenommen wird, zusammengezogen, die homogene Substanz der Protoplasmavakuolen ist an die Peripherie gerückt und bildet hier unter der Eimembran eine ziemlich mächtige Schicht (Fig. 3, 16), nur noch von spärlichen Protoplasmasträngen durchsetzt, welche die Membran mit dem zentralen Protoplasma verbinden. Die Kernfigur, die in den meisten Fällen mit ihrer Achse genau oder annähernd in einen Eiradius fällt und mit ihrer äußeren Polplatte die Eimembran berührt, ist, wenigstens in ihrer äußeren Hälfte, von dieser homogenen Substanz umgeben. In den meisten Fällen nun, die mir zur Beobachtung gekommen sind, findet in dem Stadium der Wanderung der Tochterplatten gegen

ihre Pole ein Zufluß von Protoplasma gegen die Kernfigur statt (Fig. 20, 21), diese erfährt im Bereich der Verbindungsfasern eine leichte zirkuläre Einschnürung, und nun erscheint zwischen den beiden Tochterplatten, meist der äußeren etwas genähert, eine nach innen konvexe körnige Scheidewand, eine „Zellplatte", welche die äußere Tochterplatte mit einem Teil der Kern- und Zellsubstanz als ersten Richtungskörper abtrennt (Fig. 21, 22).

Schon nach kurzer Zeit scheint dieser nur noch aus den chromatischen Elementen zu bestehen, da die abgelösten Teile des Protoplasmas und der achromatischen Kernsubstanz alsbald homogen werden und sich so der Wahrnehmung fast völlig entziehen (Fig. 23, 24). Steht die Spindel schief zur Oberfläche (Fig. 16, 25, 26), so erfolgt der Prozeß wesentlich in der gleichen Weise; nur muß in diesem Fall die Zellplatte tiefer in das Eiinnere vorspringen, der Richtungskörper wird gewissermaßen aus dem Ei herausgeschält. Bei rein querer Lagerung der Spindel, bei der die Tochterplatten in ganz normaler Weise gebildet werden, kommt er in der Regel nicht zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, eine Erscheinung, auf die ich unten eingehend zurückkommen werde. Nur ein einziges Ei mit quer gestellter Spindel ist mir zur Beobachtung gekommen, an dem eine Abtrennung wenigstens möglich erscheint. Dieses Ei ist in Figur 27 *a, b* dargestellt. Dasselbe hat eine Kontraktion in der Weise erfahren, daß an einer beschränkten Stelle eine tiefe Bucht entstanden ist, welche es ermöglicht, daß die eine Polplatte der Spindel direkt an die Eioberfläche angrenzt. Freilich ist es nicht ausgeschlossen, daß hier eine künstliche Schrumpfung vorliegt.

Neben dem beschriebenen Teilungsmodus, bei welchem der erste Richtungskörper sehr klein ausfällt (Fig. 21, 22), findet sich seltener ein zweiter, der in den Figuren 28 bis 31 wiedergegeben ist. Hier findet zunächst keine Beteiligung der Zellsubstanz statt; die in der peripheren homogenen Substanz suspendierte Kernfigur erfährt eine vollkommene Durchschnürung zwischen den beiden Tochterplatten (Fig. 28, 29, 30), die äußere Hälfte legt sich platt an die Membran des Eies an, die innere wird in das dichte Protoplasma zurückgezogen. Die Kernteilung ist also völlig vollendet, die beiden Tochterkerne sind bereits ziemlich weit voneinander entfernt, ehe eine Zellteilung eintritt. Diese nun vollzieht sich dadurch, daß sich die peripheren Protoplasmastränge völlig rückbilden und eine neue Zellmembran um den kontrahierten Protoplasmakörper erscheint (Fig. 31), welche somit die periphere

homogene Substanz als „innere Perivitellinschicht“ gewissermaßen als einen Bestandteil des ersten Richtungskörpers mit abtrennt. In diesen Fällen erhält der erste Richtungskörper nicht nur einen sehr großen Abschnitt der alten Eimembran, sondern auch nicht selten eine nicht unbeträchtliche Menge von Zellsubstanz (Fig. 31). Allein auch ein solcher besser ausgestatteter Richtungskörper ist nicht lebensfähig, schon nach kurzer Zeit ist derselbe vollkommen homogen geworden.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden etwas verschiedenen Arten der Zellteilung besteht nicht; wir werden sehen, daß es sich auf späteren Stadien durchaus nicht mehr erkennen läßt, wie der Prozeß vor sich gegangen ist.

Da die im Ei verbleibende Tochterplatte nach innen zu noch von einer beträchtlichen Menge von achromatischer Kernsubstanz überlagert ist, während die äußere direkt an ihre Polplatte heranrückt, da ferner die Zellplatte, welche die Ablösung des ersten Richtungskörpers einleitet, in der Regel die Verbindungsfasern nach außen von ihrer Mitte durchschneidet (Fig. 22), so bleibt die Hauptmasse der achromatischen Kernsubstanz im Ei. Nach außen von den chromatischen Elementen bewahrt sie noch eine Zeit lang ihre Streifung (Fig. 22, 23, 30) und die von der Durchschnürung herrührende Kegelform, so daß man auf den Gedanken kommen könnte, diese Struktur bilde zugleich die Anfänge der zweiten Richtungsspindel. Dies ist jedoch nicht der Fall. Während die Kernsubstanz sich allmählich tiefer in das Protoplasma zurückzieht, verliert sich die Streifung im äußeren Abschnitt, die beiden chromatischen Elemente sind, annähernd in der gegenseitigen Lagerung, wie sie aus der Teilung hervorgegangen sind, ringsum von einem gleichmäßig granulierten Hof umgeben, der an die achromatische Substanz des Keimbläschens erinnert, und, zwar unregelmäßig, aber doch ziemlich scharf gegen die umgebende Zellsubstanz abgegrenzt ist (Fig. 24, 31, 32).

Nussbaum giebt in seiner ersten Abhandlung an, daß sich nach der Bildung des ersten Richtungskörpers der Kern rekonstruiere, und bildet dieses Verhalten in Fig. 31, Taf. X ab. Es fragt sich, was man unter Kernrekonstruktion verstehen will. Soll damit ausgedrückt werden, daß die im Ei verbleibende Hälfte der ersten Spindel nicht unmittelbar in die zweite Spindel übergehe, sondern die faserige Differenzierung vorher gänzlich rückgebildet werde, so muß ich Nussbaum zustimmen. Allein man versteht doch sonst unter Kernrekonstruktion etwas anderes, nämlich die Verteilung

der chromatischen Elemente im Kernraum zur Bildung eines Gerüstes. Dieser Vorgang aber fehlt bei Ascaris megalocephala sicher, die chromatischen Elemente erleiden nicht die geringste Umwandlung in dieser Richtung; wie sie aus der ersten Spindel hervorgehen, so treten sie in die zweite ein. Dies läßt sich auch aus der Zeichnung Nussbaum's ersehen. Auffallend an dieser Figur ist mir nur die kugelige Form der achromatischen Substanz, die an meinen Präparaten niemals zu sehen war. Allein wenn die Zeichnung Nussbaum's auch dem lebenden Zustand entspricht, so ändert dies nichts an der Behauptung, daß eine Kernrekonstruktion in dem oben bezeichneten Sinn nicht stattfindet.

Die zweite Spindel habe ich stets in der gleichen Weise sich ausbilden sehen, nämlich so, daß zuerst der nach der Peripherie gekehrte Abschnitt der achromatischen Substanz sich zu einem abgestumpften Kegel erhebt und deutlich faserig wird, während der nach innen von den chromatischen Elementen gelegene Teil sich noch gar nicht verändert (Fig. 33). Erst später erleidet er die gleiche Umwandlung, wobei er jedoch in seiner Ausbildung dem äußeren noch längere Zeit nachsteht (Fig. 34—36).

Die chromatischen Elemente zeigen während der Entstehung der zweiten Spindel noch immer die gleiche gegenseitige Lagerung, die sie als Tochterplatten der ersten Spindel eingenommen haben, d. h. sie liegen noch immer annähernd in einer Ebene. Diese Ebene wird zur Äquatorialebene der zweiten Richtungsspindel, oder mit anderen Worten, die neuen Pole richten sich nach der Lage der chromatischen Elemente. Dieses Verhalten ist bemerkenswert, da wir sonst umgekehrt die Spindelpole als das Primäre finden, die chromatischen Elemente aber erst sekundär in eine bestimmte Stellung zu diesen Punkten treten.

Die zweite Spindel stimmt, wenn sie völlig ausgebildet ist, in Form und Größe mit der ersten überein. Da bei der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers die achromatische Kernsubstanz eine Verminderung erfahren hat, so muß man wohl annehmen, daß dieser Verlust durch Bestandteile der Zellsubstanz ersetzt worden ist. An allen meinen Präparaten fällt die Achse der zweiten Spindel mit einem Eiradius zusammen. In der Regel rückt dieselbe von der Stelle, wo der erste Richtungskörper abgetrennt worden ist, mehr oder weniger weit ab, ob durch Wanderung im Protoplasma oder durch eine Drehung des ganzen Eies, konnte ich nicht ermitteln.

Schon zur Zeit, wo die innere Hälfte der Spindel noch nicht

vollkommen der äußeren gleicht, macht sich eine Änderung in der Lage der chromatischen Elemente bemerkbar. Während die durch die beiden Stäbchen eines jeden Elements bestimmte Ebene anfänglich auf der Spindelachse senkrecht steht (Fig. 33, 34), dreht sich das Element nun so lange um seine Längsachse, bis diese Ebene zur Spindelachse parallel gerichtet ist, also um 90^{0}, wodurch jedes der beiden Stäbchen einem andern Pol zugekehrt wird. Diesen Vorgang kann man in allen Stadien verfolgen (Fig. 35—39). Die Drehung erfolgt bei beiden Elementen bald im gleichen, bald im entgegengesetzten Sinn, häufig ist das eine dem anderen voraus, und nicht selten findet man das eine noch in seiner ursprünglichen Lage, wenn das andere seine Bewegung bereits vollendet hat.

Das schließliche Resultat ist jedoch immer das gleiche: die Kernelemente liegen so, daß, wenn man sich die Spindel in der Äquatorialebene durchschnitten denkt, von jedem Element das eine Stäbchen in der einen, das andere in der anderen Hälfte seinen Platz hat. Meistens sind die beiden Elemente mit ihrer Längsachse einander parallel gerichtet (Fig. 39), doch können sie auch senkrecht zu einander stehen (Fig. 40). Sieht man im ersteren Fall die Spindel im Profil und zwar so, daß die beiden Elemente zur optischen Achse senkrecht stehen, so läßt sich die zweite Richtungsspindel von der ersten in gleicher Lage nicht unterscheiden (vrgl. die einander nicht völlig entsprechenden Figuren 26 und 41).

Der ganze Teilungsprozeß erfolgt nun genau wie das erste Mal: die Spindel verkleinert sich (Fig. 41, 42, 43), die Streifung wird undeutlich, wenn sie auch nicht so vollständig verschwindet, wie in der ersten Spindel, von jedem Element wird die eine Hälfte, ein einfaches Stäbchen, zur inneren, die andere zur äußeren Polplatte geführt.

Wir haben oben gesehen, daß manchmal die innere Perivitellinhülle gleichzeitig mit dem ersten Richtungskörper und gleichsam als dessen Zellsubstanz dadurch abgeschieden wird, daß nach innen von derselben eine neue Zellmembran sich ausbildet; daß dagegen in der Mehrzahl der Fälle nur ein ganz kleines Stück Zellsubstanz mit der äußeren Kernhälfte abgelöst wird. In diesem Fall berührt die Eimembran noch zu einer Zeit, wo die zweite Richtungsspindel sich ausbildet, die äußere Perivitellinhülle; nur die Stelle, wo der erste Richtungskörper seine Lage hat, zeigt eine kleine Dälle. Die homogene Substanz, welche bei dem zuerst er-

wähnten Verlauf schon seit längerer Zeit das Ei als „innere Perivitellinhülle“ umgiebt (Fig. 5, Taf. I), bleibt hier von spärlichen Protoplasmasträngen durchsetzt in der Peripherie des Eileibes liegen, und die zweite Richtungsspindel liegt anfänglich in dieser Schicht. Ich habe jedoch diesen Zustand niemals bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers persistieren sehen, sondern allmählich zieht sich die Eimembran von der äußeren Perivitellinhülle zurück, wobei eine entsprechende Menge homogener Substanz als innere Hülle austreten muß. Vor der Ablösung des zweiten Richtungskörpers ist diese Kontraktion so weit vollendet, daß die innere Perivitellinschicht der an anderen Eiern auf einmal abgelösten an Mächtigkeit gleichkommt. Auf diesem Stadium läßt sich nicht mehr entscheiden, wie der Prozeß vor sich gegangen ist.

Das Protoplasma hat von jetzt an ein viel dichteres Gefüge; es läßt sich deutlich als ein Gerüstwerk von körnigen Fäden erkennen, das in eine homogene Grundsubstanz eingelagert ist. Gegen das Zentrum des Eies, um das hier liegende Spermatozoon herum, wird die Protoplasmastruktur successive dichter, so daß die zentralsten Partien wie grob granuliert erscheinen.

Nachdem die Tochterelemente der zweiten Spindel die Polplatten nahezu erreicht haben, wobei die zwischen denselben liegende Kernsubstanz zu deutlichen Verbindungsfasern umgebildet worden ist (Fig. 42, 43), erscheint dicht unter der äußeren Tochterplatte eine zuerst körnige Membran (Fig. 44, 45, 46), welche ein kleines Segment des Eies als zweiten Richtungskörper abgrenzt. Die Verbindungsfasern, welche von der Peripherie gegen das Zentrum zu entweder aufgelöst werden oder sich dem Retikulum der Zellsubstanz anschließen, lassen sich noch eine Zeitlang durch die Membran hindurch verfolgen (Fig. 45, 46), bis sie schließlich gänzlich verschwinden.

Die beiden im Ei gebliebenen Stäbchen umgeben sich alsbald mit einem hellen Hof und fangen durch Aussenden von Fortsätzen an, sich in das Gerüst des „Eikerns“ umzuwandeln, wovon im nächsten Heft die Rede sein soll.

Wir können nun daran gehen, die Resultate Schneider's, Nussbaum's und Carnoy's, soweit dies noch nicht geschehen ist, einer Prüfung zu unterziehen.

Schneider bildet in seiner Fig. 6 (Taf. I) eine normale erste

Richtungsspindel bei seitlicher Ansicht ab, in welcher die Achsen der beiden chromatischen Elemente annähernd in eine Gerade fallen, in Fig. 7 eine tangential gestellte Spindel vom Pol. Die Zusammensetzung eines jeden chromatischen Elements aus vier Unterabteilungen hat er nicht erkannt, obgleich die beiden citierten Figuren Spuren davon wahrnehmen lassen. Fig. 8 und 9 zeigen uns rückgebildete, aber deutlich begrenzte Spindeln, etwa meinen Figuren 17 und 18 entsprechend, Stadien, welche sowohl Nussbaum als Carnoy entgangen sind. Von der Teilung der offenbar schlecht konservierten chromatischen Elemente ist keine Abbildung vorhanden. Schneider gibt nur (pag. 7) an, daß der halbe Keimfleck, worunter die chromatischen Elemente zu verstehen sind, in den Richtungskörper übergehe. Fig. 10 endlich zeigt den ersten Richtungskörper abgetrennt und die zweite Richtungsspindel in Bildung begriffen, die freilich von Schneider für den Eikern im Beginn der Furchung gehalten wird.

Gegen diese Beobachtungen Schneider's bezeichnet die Darstellung Nussbaum's entschieden einen Rückschritt. Liest man nur, was Nussbaum auf Seite 168 über die Richtungskörperbildung sagt, so möchte man glauben, es sei alles in schönster Ordnung. Hier heißt es: „Die im Anfang in der Mitte der Spindel gruppierten dicken vier Fadenbogen werden der Länge nach gespalten; je vier rücken nach den Polen der Spindel.“ Das ist eine kurze Beschreibung einer regulären karyokinetischen Teilung. Betrachtet man dagegen die Abbildungen, so bekommt man von diesem Verlauf nichts zu sehen als die angeblichen Endstadien, was freilich nicht zu verwundern ist, da der Prozeß sich ganz anders vollzieht. In Fig. 28 zeichnet Nussbaum ein Keimbläschen, in welchem man die beiden chromatischen Elemente, das eine vom Ende, das andere etwas verschwommen im Profil erblickt, etwa meiner Fig. 7 entsprechend. Fig. 29 zeigt uns die Umbildung zur ersten Spindel; die beiden Elemente, jedes durch vier Punkte deutlich gekennzeichnet, liegen annähernd im Äquator, aber noch nicht ganz in ihrer definitiven Stellung. Von den „dicken vier Fadenbogen“, welche anfangs in der Mitte der Spindel gruppiert sein sollen, ist nichts zu sehen. Das nächste abgebildete Stadium zeigt uns gleich je vier Elemente an den Enden einer gekrümmten Spindel. So faßt wenigstens Nussbaum dieses Bild auf. Thatsächlich aber stellt dasselbe eine pathologisch veränderte Spindel mit Äquatorialplatte dar, wie auch die Figuren 32, 33 und 34, Bilder, die wir, richtig gedeutet, bei Carnoy wiederfinden werden. Was

NUSSBAUM als die äquatoriale Umbiegungsstelle einer gekrümmten Spindel betrachtet, das ist in Wahrheit der eine Spindelpol; die Spindel hat sich der Länge nach in zwei Hälften gespalten, die an diesem Pol in Zusammenhang geblieben sind oder doch dicht nebeneinander liegen, während sich die anderen Enden voneinander entfernt und ihre Faserung verloren haben. Die angeblichen Tochterplatten sind die beiden vier- oder zweiteiligen chromatischen Elemente der Äquatorialplatte, je nachdem wir es mit der ersten oder zweiten Spindel zu thun haben. Es ist hieraus ohne weiteres verständlich, daß NUSSBAUM von dem behaupteten Entwickelungsgang weder frühere Stadien, welche die Wanderung der Tochterelemente vom Aquator zu diesen scheinbaren Polen enthielten, noch spätere, welche die Abtrennung der Richtungskörper darstellten, zeichnen konnte. Den gleichen Irrtum weisen die Abbildungen der zweiten Abhandlung auf; auch hier sind die angeblichen Spindeln mit Tochterplatten nichts anderes, als verdorbene Spindeln mit Äquatorialplatte.

Bessere Resultate scheint NUSSBAUM bei Säurebehandlung erhalten zu haben, wenn er (pag. 528 der zweiten Abhandlung) sagt, daß VAN BENEDEN das Stadium übersehen habe, in welchem die anfangs tangential gestellte Spindel s i c h v e r k ü r z t und wieder in einen Eiradius einstellt. „Die unfärbbaren Spindelfasern bleiben von da bis fast zur völligen Abschnürung des Richtungskörpers als radial zur Eioberfläche gestellte Striche sichtbar, an deren Polen sich die färbbaren Elemente befinden.“ Hier beschreibt NUSSBAUM ohne Zweifel das wirkliche Endstadium der Teilung (entsprechend meinen Figuren 20 und 43), Abbildungen hierzu sind jedoch nicht vorhanden, besonders aber scheint der entscheidende Punkt, Stadien der Wanderung der Tochterplatten zu den Polen auch hier nicht konstatiert worden zu sein.

Denn daß die von NUSSBAUM beschriebenen Endstadien nicht ohne allen Zweifel eine typische Karyokinese voraussetzen, das beweist uns CARNOY, der die gleichen Bilder in ganz anderer Weise entstehen läßt. Wir haben CARNOY's Beschreibung bis zur fertig ausgebildeten ersten Spindel verfolgt, bis wohin seine Figuren, abgesehen von den Protoplasmastrahlungen und von der Struktur der beiden Chromatingruppen mit den meinigen übereinstimmen. Auch die chromatischen Elemente zeigen, wie wir gesehen haben, an einigen seiner Abbildungen die von mir konstatierte regelmäßige Anordnung. CARNOY stellt auf Seite 23 den Satz auf, daß die Spindel vom Anfang ihres Auftretens an der Länge nach aus zwei

Hälften zusammengesetzt sei, deren jede eine Chromatingruppe enthält, und die meist von Anfang an durch einen bei seitlicher Ansicht spindelförmigen hyalinen Raum von einander getrennt sind, während sie an den Polen noch mit einander in Zusammenhang stehen. Dieses Verhalten bildet die Einleitung zu dem von Carnoy behaupteten Teilungsmodus und ist deshalb besonders zu beachten. Die Zweiteilung der Spindel in Beziehung zu den chromatischen Elementen ist auch an meinen Präparaten zum Teil in der Weise ausgedrückt, daß die achromatische Figur im Querschnitt zwischen den beiden Elementen biskuitförmig eingeschnürt erscheint (Fig. 15). Niemals jedoch habe ich an Eiern, die im übrigen normal waren, hier eine völlige Kontinuitätsunterbrechung gefunden; stets war der ganze zwischen den Chromatinelementen gelegene Raum, wenn auch in geringerer Mächtigkeit, von Spindelfasern durchzogen (Fig. 14, 16). Ich erblicke deshalb in den von Carnoy beschriebenen zweiteiligen Figuren die ersten Andeutungen zu einer krankhaften Veränderung, die sich nun immer mächtiger ausbildet und von Carnoy für die normale Weiterentwickelung gehalten wird.

„Wir haben soeben gesehen", heißt es auf Seite 25, „daß die Chromatinstäbchen ihre Lage im Äquator beibehalten. Nichtsdestoweniger entfernen sich die beiden Gruppen voneinander, nämlich seitlich in der Richtung ihrer Verbindungslinie, wobei jede ihre Spindelfasern mit sich nimmt und sich manchmal sehr weit von der Achse der ursprünglichen Figur entfernt." Ist der hierdurch auf die Polplatten ausgeübte Zug genügend, so reißt die Spindel an einem Pol auseinander. Die Polplatte zerfällt in zwei oder mehr Stücke, auch auf der anderen Seite kann eine Zerreißung eintreten. So entstehen, wie ein Blick auf die Carnoy'schen Tafeln lehrt, die allermannigfaltigsten Bilder; von jener Gesetzmäßigkeit, die wir sonst bei der Kernteilung zu sehen gewohnt sind, ist hier keine Rede mehr. Zum Teil stimmen die Figuren mit den von Nussbaum abgebildeten überein, so Fig. 42 und 83, wie schon Carnoy hervorhebt.

Carnoy wundert sich darüber, daß weder van Beneden, noch Nussbaum von seinen „offenen Spindeln" und deren Spaltungen berichten. Es hätte ihn jedoch diese Thatsache neben manchen anderen auf den Gedanken bringen können, daß er es hier mit Kunstprodukten zu thun hat.

Während der genannten Umbildungen, wobei auch die schon oben besprochenen mannigfaltigen Protoplasmastrahlungen zur

Ausbildung kommen, ist die karyokinetische Figur an der Oberfläche des Eies angekommen. Nun erleidet sie eine völlige Rückbildung: die ganze achromatische Figur, Spindelfasern und Strahlungen verschwinden, meist ohne die geringste Spur zurückzulassen, die beiden Chromatingruppen liegen, gerade wie vor Ausbildung der Spindel, direkt in gewöhnlicher Zellsubstanz. Damit ist für Carnoy die Kernteilung vollendet. Nach einiger Zeit, während welcher sich die beiden Gruppen unter Umständen einander wieder mehr genähert haben, tritt zwischen ihnen eine neue, sie verbindende Streifung auf, „eine Art von Verbindungsfasern", Carnoy's fuseau de séparation. Gleichzeitig ordnen sich die Stäbchen der beiden Gruppen zu zwei parallelen Platten von je vieren und erwecken so den Eindruck von Tochterplatten. Die äußere derselben wird mit einem Teil der Zellsubstanz als erster Richtungskörper abgetrennt.

Das Resultat des Vorgangs ist also dies: Eine der beiden aus je vier Stäbchen bestehenden Chromatingruppen (tache de Wagner) wird ganz und wie sie von Anfang an bestanden hat, ausgestoßen, während die andere im Ei verbleibt.

Diese letzteren vier Stäbchen liegen zunächst frei im Protoplasma. Die erste Vorbereitung zur Bildung des zweiten Richtungskörpers besteht darin, daß sich dieselben in zwei Gruppen von je zwei Stäbchen sondern. Weitere Veränderungen (Teilung) gehen nicht an ihnen vor. Nachdem die zwei neuen Gruppen eine gewisse Entfernung voneinander erreicht haben, erscheint mit ihrer Achse senkrecht zur Verbindungslinie derselben die zweite Spindel. Wie das erste Mal finden sich offene Spindeln und eine noch reichere Ausbildung der Protoplasmastrahlung. Die beiden lateralen Spindelhälften können entweder vereint bleiben oder auseinander weichen, wobei die mannigfaltigsten Bilder entstehen. Die beiden Chromatingruppen, im Äquator gelegen, wobei die beiden Stäbchen einer jeden in verschiedener Weise orientiert sein können, erleiden keine Veränderung.

Nachdem die komplizierte achromatische Figur eine Zeit lang bestanden hat, verschwindet sie vollständig, die beiden Chromatingruppen liegen wie das erste Mal direkt im Protoplasma, und wie dort, so wird auch hier die eine, wie sie ist, nachdem verbindende Fasern aufgetreten sind, vom Ei als zweiter Richtungskörper abgeschnürt.

Das Wesen der Eireifung ließe sich also mit Carnoy in die Worte zusammenfassen: es wird der eine Keimfleck ganz und von dem anderen die Hälfte aus dem Ei entfernt.

Carnoy betrachtet diesen Teilungsmodus als Karyokinese; denn wenn sich derselbe auch in vielen Punkten von der gewöhnlichen Teilung entferne, so sei ja überhaupt der karyokinetische Prozeß den mannigfaltigsten Variationen unterworfen: „les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun d'eux n'est essentiel". Allein es steht sehr schlimm um diese Lehre, wenn wir die Zuverlässigkeit ihrer sonstigen Stützen nach der Richtigkeit des hier mit so großer Ausführlichkeit und Sicherheit vorgetragenen Entwicklungsganges beurteilen dürfen.

Der von Carnoy behauptete Verlauf weicht so sehr von dem von mir beschriebenen ab, daß vielleicht Zweifel entstehen könnten, ob es wirklich das gleiche Objekt ist, welches uns beiden vorgelegen hat. Die Übereinstimmung vieler unserer Figuren, vornehmlich was die Anordnung des Chromatins betrifft, dürfte zwar von vornherein geeignet sein, solche Zweifel zu verscheuchen. Für die erste Richtungsspindel habe ich bereits einige der Carnoy'schen Abbildungen als den meinigen vollkommen entsprechend zitiert; völlig übereinstimmend mit meinen Präparaten sind ferner die Teilungsstadien der Fig. 56, 57, 62, annähernd die Fig. 66, 67 und 68, endlich die meisten Figuren der zweiten Richtungsspindel, jedoch nur in bezug auf die chromatische Substanz.

Ist es schon im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß die gleichen Bilder zwei ganz verschiedenen Entwicklungsarten angehören sollten, so läßt sich überdies die Unrichtigkeit des von Carnoy behaupteten Verlaufs aus seinen eigenen Tafeln beweisen.

Das kurze Schema, auf welches sich jede karyokinetische Teilung im Tier- und Pflanzenreich bis jetzt zurückführen läßt, ist gegeben: 1) in der Ausbildung einer parallelfaserigen Figur von Spindel- oder Tonnenform, 2) in der Lagerung des chromatischen Kernmaterials, soweit dessen Menge dies zuläßt, im Äquator der achromatischen Figur, 3) in der Spaltung einer jeden der chromatischen Portionen in zwei Hälften, von denen jede gegen einen anderen Pol geführt wird.

Mit diesem Entwicklungsgang stimmt der Carnoy'sche in den ersten zwei Punkten völlig überein; der dritte dagegen würde bei ihm ganz anders lauten, oder vielmehr, er würde ganz hinwegfallen, indem die Chromatinstäbchen schon längst in zwei Gruppen gesondert sind, von denen jede für sich die Grundlage eines der beiden Tochterkerne darstellen soll. Was bei der gewöhnlichen Karyokinese als das Resultat der komplizierten Prozesse erscheint,

die Trennung des Chromatins in zwei Hälften, das ist bei dem CARNOY'schen Verlauf bereits im ruhenden Keimbläschen vorhanden.

Auf Seite 47 ruft CARNOY, nachdem er die mannigfach gespaltenen Spindeln und die Protoplasmastrahlungen besprochen hat, aus: „Quel travail que celui de la cinèse!" — „Und doch, möchte man hinzufügen, führt diese Arbeit zu nichts." Man betrachte z. B. die Figuren 64 und 94, die eine vor der Bildung der zweiten Richtungsspindel, wo die vier im Ei zurückgebliebenen Stäbchen noch direkt im Protoplasma liegen und bereits zu zwei Gruppen auseinandergerückt sind, die andere, wo die zweite Spindel mit ihren Strahlungen in Rückbildung begriffen ist. Zwischen diesen beiden Bildern liegt die ganze, durch 30 Figuren repräsentierte „Arbeit", und doch unterscheiden sie sich, wenn in Fig. 94 die Spindel völlig verschwunden sein wird, wie es nach CARNOY eintritt, in keinem einzigen Punkt voneinander, wenigstens in keinem, auf den CARNOY Gewicht legt.

Wir sind nicht allein gewohnt, die Ausbildung, Veränderung und das Verschwinden der achromatischen Teilungsfigur mit bestimmten Phasen der Umwandlungen, welche die chromatischen Elemente erleiden, verknüpft zu sehen, sondern es liegen auch bereits beachtenswerte Versuche vor, welche die Trennung der sich spaltenden Äquatorialplatte in die Tochterplatten als das Resultat von Bewegungen innerhalb der achromatischen Substanz auffassen.

Daß nun die bei CARNOY in der gleichen Weise wie sonst als Spindel auftretende achromatische Figur, die die gleichen Beziehungen zu den chromatischen Elementen aufweist wie in anderen Fällen, hier auf einmal in ganz anderer Weise sich verhalten soll, ist im höchsten Grade unwahrscheinlich. Denn wenn auch CARNOY sagt: „La cinèse aurait pour but de séparer l'élément nucléinien en deux groupes égaux", so ist dies einmal eine Trennung in ganz anderer Richtung, nämlich seitlich, und zweitens ist diese Behauptung mit den CARNOY'schen Figuren völlig in Widerspruch. Ich verweise nur wieder auf Fig. 64, wo vor Ausbildung der Spindel die beiden Gruppen bereits ebenso weit voneinander entfernt sind als nach dem Verschwinden derselben. Die ganze achromatische Figur kann eben, wie gesagt, bei dem von CARNOY behaupteten Verlauf überhaupt keinen sichtbaren Zweck haben.

Viel schwerer als diese Betrachtungen fällt der Umstand ins Gewicht, daß CARNOY nicht imstande ist, eine Serie von Bildern zu geben, von denen das eine aus dem andern mit Evidenz, ich möchte sagen, mit Notwendigkeit, hervorginge. Ich will dabei

ganz schweigen von den in der verschiedensten Weise erfolgenden Spaltungen der Spindel, überhaupt von der Mannigfaltigkeit in den Bildern der achromatischen Figur, von denen jedes gewissermaßen seinen eigenen Weg geht. Man kann, da dies alles wieder spurlos verschwinden soll, ohne daß die verschiedenen Anordnungen irgend einen specifischen Effekt hätten, hier gleichgültige Variationen annehmen, wenn wir auch sonst in dieser Hinsicht eine bis ins kleinste gehende Konstanz anzutreffen gewohnt sind.

Anders dagegen verhält es sich an jenem Punkt der Entwicklung, wo die entscheidenden Stadien miteinander zu verknüpfen sind. Dies wäre für Carnoy jenes Stadium, wo zwischen den beiden Chromatingruppen nach dem Verschwinden der Spindel die verbindenden Fasern auftreten. Hier müßte durch eine kontinuierliche Folge von Bildern der Beweis geliefert werden, daß die an den Enden der neuen faserigen Figur gelegenen zwei Chromatingruppen mit den beiden früheren, schon im Keimbläschen vorhandenen, identisch sind.

Obgleich nun Carnoy sagt: „Ce qui est certain, c'est que l'un des groupes nucléiniens est expulsé tel qu'il est“, so hat er doch den Beweis für diese Behauptung nicht erbracht, ja nicht einmal einen Versuch gemacht, denselben zu führen.

Dies zeigt sich besonders deutlich bei der Bildung des ersten Richtungskörpers. Während die beiden Gruppen vor der Ausbildung der Verbindungsfasern als dicht gedrängte Haufen von vier Stäbchen gezeichnet werden, die in der verschiedensten Weise zu einander orientiert sind, erscheinen sie im nächsten Stadium (Fig. 56, 57) als zwei parallele Platten, indem die vier Stäbchen jeder Gruppe in eine Ebene ausgebreitet sind. Wie aber diese Änderung zustande kommt, davon finden wir bei Carnoy keine Andeutung.

Von besonderem Interesse ist die Fig. 56, welche vollkommen mit meinen Fig. 25 und 27 *b* übereinstimmt. Dieses Bild, welches an der Stelle, wo es hin gehört, mit Stillschweigen übergangen wird, ist das einzige einigermaßen entscheidende des ganzen Buches, entscheidend allerdings gegen Carnoy. Es muß schon eine große Voreingenommenheit dazu gehören, wenn man im Besitz von Präparaten, wie Fig. 31, 32 einerseits, Fig. 56 anderseits, und bekannt mit den Thatsachen, welche die Untersuchungen über Zellteilung allerorts an das Licht gebracht haben, nicht einmal an die Möglicheit eines typisch verlaufenden Prozesses denkt.

Wie schon in der Einleitung gesagt, konnte ich durch plötzliches Abtöten der Eier das Vorkommen der außergewöhnlichen Carnoy'schen Bilder ausschließen und damit den Nachweis führen, daß dieselben pathologischer Art oder sonst Kunstprodukte sind. Dieser Beweis ist vollgültig, nachdem im Vorhergehenden gezeigt worden ist, daß sich aus jenen Bildern ein lückenloser Entwicklungsgang nicht zusammenstellen läßt, daß also die an sich unwahrscheinliche Annahme einer Variabilität des Prozesses ausgeschlossen ist.

Es kann nach all dem Gesagten wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Bilder Carnoy's aus solchen, wie ich sie beschrieben habe, entstanden sind und auf solche zurückgeführt werden müssen, wonach ihre Deutung keine Schwierigkeit macht. Gemeinsam ist den meisten eine ungenügende Konservierung, sowohl was die Zellsubstanz, als auch die chromatische und achromatische Kernsubstanz betrifft. In letzterer Hinsicht ergiebt sich, daß die Carnoy'sche Präparationsmethode die achromatische Kernsubstanz nur im Zustand der faserigen Differenzierung deutlich nachweisen läßt, während dieselbe im Ruhezustand meist verschwindet. So erklären sich die Angaben, daß vor der Umbildung des Keimbläschens in die erste Spindel Kern- und Zellsubstanz sich vollständig mischen, daß vor und nach Ausstoßung eines jeden Richtungskörpers die chromatischen Stäbchen eine Zeitlang direkt von Zellsubstanz umgeben sind. Weiterhin zeigen die meisten Präparate eine schlechte Konservierung der chromatischen Elemente, indem die chromatischen Brücken zwischen den vier zusammengehörigen Stäbchen nirgends gezeichnet oder erwähnt sind (vielleicht mit Ausnahme der Fig. 19 *a*), und die gesetzmäßige Anordnung derselben in den meisten Fällen eine beträchtliche Störung erlitten hat. Zu beachten ist, daß an den Präparaten von der Bildung des zweiten Richtungskörpers die Elemente viel besser erhalten sind, so daß selbst die oben beschriebene Drehung derselben aus den Zeichnungen Carnoy's erkannt werden kann. Alle Bilder von offenen und gespaltenen Spindeln sind pathologisch und einfach aus dem Entwicklungsgang zu streichen. Normal, wenigstens in Bezug auf die achromatische Figur, sind erst wieder die Figuren 43, 44, welche die Verkleinerung der ersten Spindel darstellen; die völlige Rückbildung derselben, wie sie in den Figuren 51, 52, 53 gezeichnet ist, existiert nicht. Dagegen ist Fig. 52 eine von den wenigen, welche die normale Anordnung der chromatischen Elemente erkennen lassen. An diese reiht sich die

völlig normale Fig. 56, welche die auseinanderweichenden Tochterelemente mit ihren Verbindungsfasern auf einem Stadium zeigt, in welchem dieselben die deutlich sichtbaren Polplatten noch nicht erreicht haben. Auch die folgenden Stadien bis zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers stimmen mit den meinigen überein, wie ja auch im Text die Ähnlichkeit dieser Figuren mit den Endstadien der typischen Karyokinese hervorgehoben wird.

Von der Teilung, die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt, findet sich zwischen dem Stadium der fertigen Äquatorialplatte (Fig. 75) und demjenigen, welches die Tochterplatten bereits an den Polen zeigt (Fig. 95), kein einziges Zwischenglied; denn die Fig. 94, welche die Rückbildung der Spindel veranschaulichen soll, bezieht sich, wie die Lagerung der chromatischen Elemente zu dem sichtbaren Pol beweist, auf die Entstehung derselben und entspricht etwa meinen Figuren 33 und 34.

b. Typus van Beneden.

Diese Art von Eiern wurde, wie in der Einleitung erwähnt ist, nur von van Beneden auf die Bildung der Richtungskörper untersucht, auch von ihm jedoch nicht ausschließlich; vielmehr hat er beim Studium der Bildung des zweiten Richtungskörpers, zum Teil wenigstens, Eier vor sich gehabt, welche dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Entwicklungsgang angehören, wie auch seine Präparate der Befruchtung und Furchung von dieser letzteren Art stammen.

Ich beschränke mich bei der Beschreibung der Reife-Erscheinungen dieser Eier lediglich auf die Kernfigur, speciell auf das Chromatin und die Beziehungen desselben nach Lage und Bewegung zur Spindel. Denn die Veränderungen der Zellsubstanz (Bildung der Perivitellinhüllen etc.) verhalten sich wie bei der anderen Art, das feinere Detail der Entstehung und Rückbildung der Spindel war ich nicht genau genug zu verfolgen imstande, um darüber bestimmte Angaben machen zu können. Für meinen nächsten Zweck, den Nachweis einer typischen karyokinetischen Teilung, sind diese Verhältnisse von keiner Bedeutung.

Ich beginne die Darstellung auch hier mit dem Stadium der Kopulation der Geschlechtszellen. Das Keimbläschen ist zu dieser Zeit noch kugelig, von einer deutlichen Membran umgeben, und enthält alles Chromatin in einem einzigen Körper vereint, der, seinen Schicksalen gemäß, schon jetzt als chromatisches Element

bezeichnet werden mag. Dieser Körper ist aus zwei ganz differenten Substanzen zusammengesetzt, einer in Karmin sich nicht färbenden von kugeliger oder ellipsoider Gestalt, und einer intensiv färbbaren, welche die erstere in größerer oder geringerer Ausdehnung umhüllt (Taf. III, Fig. 1). Die chromatische Substanz bildet jedoch nicht einen Mantel oder eine Kappe von gleichmäßiger Stärke, sondern sie ist zu einer Anzahl kugeliger oder halbkugeliger Portionen abgerundet, die in Zwischenräumen voneinander dem achromatischen Körper aufsitzen und durch eine dessen Oberfläche in dünner Schicht überziehende chromatische Lamelle in Zusammenhang stehen. Die Zahl dieser chromatischen Kugeln beträgt stets acht, wovon man sich bei gewisser Lagerung des Elements schon durch Wechsel der Einstellung, außerdem stets durch Rotieren des Eies überzeugen kann.

An den meisten Präparaten ist die gegenseitige Lagerung der acht Kugeln eine sehr regelmäßige, indem dieselben annähernd die Ecken eines Würfels bilden. Sieht man diesen von einer seiner Flächen, so erkennt man vier im Quadrat zusammengeordnete Kugeln (Fig. 1 *c*); doch geben nur zwei einander opponierte Seiten dieses Bild in voller Klarheit, wogegen an den vier anderen die Kugeln paarweise enger untereinander in Zusammenhang stehen, so daß hier eher das Bild zweier paralleler, biskuitförmig eingeschnürter Stäbchen entsteht. Sieht man auf eine Kante des Würfels, so erscheinen zwei parallele Platten, aus je drei Kugeln bestehend, von denen die mittlere höher liegt und durch die entsprechende darunter gelegene intensiver gefärbt zu sein scheint (Fig. 1 *b*). Diese Bilder hat auch van Beneden vor sich gehabt und bereits die Zusammensetzung des Elements aus acht Kugeln daraus geschlossen. Wie gesagt, ist nichts leichter, als an ein und demselben Ei durch Drehung diese Zahl stets festzustellen und die verschiedenen Ansichten zu erhalten.

Der Mittelpunkt des aus den chromatischen Kugeln gebildeten Würfels fällt durchaus nicht mit dem Zentrum des achromatischen Körpers zusammen, sondern dieser, meist länglich-eiförmig, ragt halbkugelig aus der einen Fläche des Würfels nackt hervor (Fig. 1 *c*). Auch jener oben beschriebene, die einzelnen Kugeln verbindende, dünne, chromatische Überzug fehlt hier. Außer dem chromatischen Element enthält das von einer deutlich doppelt konturierten Membran umschlossene Keimbläschen eine leicht granulierte achromatische Substanz und meist ein achromatisches, kugeliges Körperchen. Von dem „Prothyalosoma“, das an den van

Beneden'schen Eiern den Keimfleck umgiebt und welches im weiteren Verlauf bei ihm eine so große Rolle spielt, habe ich weder auf diesem Stadium, noch später die geringste Spur wahrgenommen.

Die Bildung der ersten Richtungsspindel habe ich nicht verfolgt. So viel ist jedoch sicher, daß das chromatische Element während dieser Zeit keine wesentlichen Umwandlungen erfährt. Wie wir es im ruhenden Keimbläschen verlassen haben, so finden wir es in der ersten Richtungsspindel wieder. Nur jene oben schon erwähnte engere Zusammengehörigkeit von je zwei Kugeln hat sich stärker ausgebildet, so daß wir von jetzt an nicht mehr von acht Kugeln, sondern von vier Stäbchen sprechen müssen, welche die Kanten eines kurzen, vierseitigen Prismas darstellen. Das Element nimmt in der ausgebildeten Spindel stets eine ganz bestimmte Lagerung ein, nämlich so, daß zwei Stäbchen auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene sich finden. Betrachtet man also die Spindel vom Pol, so erblickt man zwei dieser Unterabteilungen, die zwei anderen sind durch diese verdeckt. Das gleiche Bild erhält man bei gewisser seitlicher Ansicht der Spindel (Fig. 2); dreht man aber dieses Ei um einen der Spindelachse parallelen Durchmesser um 90°, so erscheinen die vier zu einem Quadrat geordneten Kugeln, die Enden oder Querschnitte der vier Stäbchen (Fig. 3, 4, 5).

Hat man die Spindel im optischen Längsschnitt vor sich, so sieht man häufig, wie von dem chromatischen Element ein achromatischer Fortsatz ausgeht, der in der Äquatorialebene verlaufend sich bis zur Oberfläche der Spindel erstreckt. In manchen Fällen ist dieser Stiel ziemlich dick und kurz (Fig. 3), in anderen lang und entsprechend feiner (Fig. 2, 4, 5). Es liegt wohl nahe, ihn mit dem achromatischen Teil des Elements, den wir im ruhenden Keimbläschen kennen gelernt haben, zu identifizieren.

Die Spindel bietet weder in ihrer Form, noch in ihrer Struktur irgend auffallende Besonderheiten dar. Die Pole sind entweder Punkte oder Platten; eine Protoplasmastrahlung fehlt. Eine Modifikation erleidet die achromatische Figur nur in jenem Bereich, wo sie von dem Fortsatz des chromatischen Elements durchzogen wird; hier erhebt sich ihre Oberfläche zu einer äquatorialen Kante (Fig. 2, 3, 4, 5), die im optischen Längsschnitt als Winkel erscheint, dessen Seiten, d. h. die zu den Polen ziehenden Konturen, nicht selten in einer konkaven Krümmung verlaufen. Das Bild erinnert an van Beneden's „figure ypsiliforme", die auch ohne

Zweifel dieser Anordnung ihre Entstehung verdankt. Zugleich möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Übereinstimmung lenken, welche die in den Figuren 3, 4 und 5 wiedergegebenen Spindeln mit denen der anderen Eiart (Fig. 14 und 16) aufweisen. Man braucht diese letzteren nur der Länge nach zu halbieren, um bis ins Detail die Spindel des van Beneden'schen Typus zu erhalten.

Die axialen Spindelfasern setzen sich jederseits an das chromatische Element fest, sie bestehen also aus zwei Hälften, die erst durch Vermittelung jenes Körpers in Zusammenhang gebracht werden. An einzelnen Präparaten läßt sich dies sehr deutlich wahrnehmen, so an Fig. 6*b*, wo an jedes Stäbchen sich der Länge nach sechs Fäden ansetzen, die an ihren Fixationspunkten das Chromatin zu Spitzen emporziehen, ja, wie es scheint, im ganzen Bereich des Stäbchens eine Art Kanellierung bedingen. Diese axialen Spindelfasern übertreffen an Stärke weit die übrigen, welche den Äquator ohne Unterbrechung passieren; nur wo der achromatische Balken die Spindel durchsetzt, scheinen die Fasern sich an diesen anzusetzen.

Die Spindel zeigt zur Oberfläche die verschiedensten Lagebeziehungen: sie steht mit ihrer Achse bald tangential, bald radial, bald schief. Vor der Teilung wird jedoch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine vollkommen oder annähernd radiale Stellung erreicht; wenigstens habe ich nur einige wenige vorgeschrittenere Teilungsfiguren gesehen mit einer ausgesprochen schiefen Lagerung der Figur.

Die Teilung des chromatischen Elements vollzieht sich durch eine im Äquator erfolgende Spaltung, durch welche zwei Doppelstäbchen gebildet werden, welche zu entgegengesetzten Polen wandern. Der Beginn der Teilung giebt sich darin zu erkennen, daß die vier Stäbchen nicht nur in der Richtung der Spindelachse, sondern auch seitlich etwas auseinanderrücken, wodurch das vorher mehr kompakte Element ein lockeres Gefüge gewinnt (Fig. 7*a*); dabei erfahren die einzelnen Stäbchen eine starke, jederseits nach den Polen zu konkave Krümmung (Fig. 7*b*). Hat man eine Spindel auf diesem Stadium im Profil vor sich, und zwar so, daß man die vier Stäbchen im Querschnitt erkennt, so sieht man sowohl die Seiten als auch die Diagonalen des auf diese Weise gebildeten Quadrats oder Rechtecks durch feine intensiv chromatische Fädchen eingenommen, welche jedes Stäbchen mit jedem der drei anderen in direkte Verbindung setzen (Fig. 7*a*). Die vollkommene

Übereinstimmung dieses Bildes mit jenen, die wir von den entsprechenden Stadien des CARNOY'schen Typus kennen gelernt haben, braucht kaum hervorgehoben zu werden.

Es ist schwer zu sagen, wann und in welcher Weise diese Verbindungsbrücken sich ausbilden. Sie könnten schon viel früher vorhanden, aber durch die dichte Lagerung der vier Stäbchen verdeckt gewesen sein. Erinnern wir uns, daß die acht Kugeln, welche im ruhenden Keimbläschen dem achromatischen Körper aufsitzen, durch eine feine Chromatinschicht miteinander zusammenhängen, so besteht die Möglichkeit, daß die Fädchen durch eine Spaltung und Kontraktion dieser Schicht entstanden sind.

Jedenfalls ergiebt sich das eine, daß wir auf allen Stadien, wo eine Entscheidung möglich ist, die einzelnen das Element zusammensetzenden Portionen zu einem chromatischen Ganzen vereinigt finden, daß also bei der Trennung der beiden aus je zwei Stäbchen bestehenden Tochterelemente eine wirkliche Teilung des Chromatins stattfinden muß. Während die Tochterelemente auseinander weichen, bleiben die chromatischen Verbindungsbrücken zwischen denselben noch eine Zeitlang bestehen (Fig. 8 *a, b*). Wie die letztere Figur, aber auch Fig. 76 lehrt, verlaufen dieselben nur zwischen den mittleren Abschnitten der vier Stäbchen. Die beiden gekrümmten Stäbchen jedes Tochterelements richten ihre Konkavität dem zugehörigen Pol zu und sind auf dieser Seite zu feinen Spitzen ausgezogen, so daß die im übrigen Bereich scharfe Begrenzung hier verschwommen erscheint. Die axialen Spindelfaserhälften, welche an die äußere Fläche jedes Tochterelements herantreten, haben eine deutliche Modifikation erlitten. Sie machen den Eindruck, als wären sie zu einem kompakten Körper zusammengebacken, in welchem eine grobe, aber undeutliche Streifung noch sichtbar ist.

Obgleich ich die aus meinen Untersuchungen sich ergebenden Betrachtungen über die Mechanik der Teilung auf einen allgemeinen Abschnitt verschiebe, möchte ich doch hier kurz hervorheben, wie diese ganze Anordnung sofort verständlich wird, wenn wir die Teilung als das Resultat einer Kontraktion der an das chromatische Element sich ansetzenden Spindelfaserhälften betrachten, wodurch zunächst das veränderte Aussehen dieser Fasern sich erklärt. Weiterhin muß durch diese Kontraktion eine Dehnung in der chromatischen Figur hervorgerufen werden, die sich auf alle Teile derselben erstreckt. Die Verbindungsfäden zwischen den beiden Tochterelementen, als die am meisten nachgiebigen Teile,

werden stark in die Länge gezogen, die beiden Stäbchen werden mit ihren Enden den Polen mehr genähert, als in ihrem mittleren Abschnitt, wo der durch die Verbindungsbrücken vermittelte Zug der anderen Seite zur Wirkung kommt, und ihre Oberfläche wird an jenen Stellen, wo die Spindelfasern sich ansetzen, zu Zacken emporgezogen.

Bei dem weiteren Auseinanderweichen der Tochterelemente verschwinden allmählich die chromatischen Verbindungsfädchen, und die Oberfläche der Stäbchen erhält wieder eine allseitig scharfe Kontour; die hufeisenförmige Krümmung dagegen bleibt bestehen. So finden wir sie schließlich ganz nahe an den Polen der Spindel (Fig. 9 *a, b*), die sich inzwischen in ihrer Längsrichtung beträchtlich verkürzt und an Dicke zugenommen hat. Die Spindelfasern, welche gleichmäßig den ganzen Raum, auch zwischen den Tochterplatten, einnehmen, ein Verhalten, dessen Ausbildung mir nicht klar geworden ist, erscheinen jetzt als „Verbindungsfasern." Nun tritt in der Äquatorialebene oder etwas nach außen von derselben eine anfangs zarte Grenze auf, welche das äußere Tochterelement mit einem kleinen Teil des Eileibes als ersten Richtungskörper abtrennt.

Im Ei ist eine aus zwei durch chromatische Brücken verbundenen Stäbchen bestehende Platte zurückgeblieben (Fig. 10), welche alsbald von einer zweiten Spindel umschlossen wird. Die weitere Entwicklung vollzieht sich nun in zweierlei Weise, ohne daß zwischen diesen beiden Modifikationen ein prinzipieller Unterschied zu konstatieren wäre; in beiden Fällen gelangt jedes der zwei Stäbchen zu einem anderen Pol. Das eine Mal wird diese Spaltung in der Weise vorbereitet, wie wir es bei der Richtungskörperbildung der anderen Ei-Art kennen gelernt haben. Das chromatische Element, welches anfänglich mit seinen beiden Unterabteilungen in der Äquatorialebene der Spindel liegt, wird um seine Längsachse so lange gedreht (Fig. 11), bis jedes Stäbchen auf einer anderen Seite der Äquatorialebene sich befindet (Fig. 12 *a, b*). Die seitliche Ansicht der Spindel zeigt bei gewisser Lagerung die Enden der Stäbchen, welche in die Verbindungslinie der beiden Pole fallen; dreht man um 90°, so läßt sich das Bild (Fig. 12 *b*) von der gleich orientierten ersten Spindel (Fig. 2 und 6 *b*) nicht unterscheiden. Dabei zeigt sich wieder ein sehr interessantes Verhalten der Spindelfasern. Die Spindel ist zur Zeit, wo die Chromatinplatte noch in der Äquatorialebene liegt, nur in der Peripherie gleichmäßig gefasert, der axiale Teil ist

nur von wenigen Fasern durchzogen, welche eine sehr bemerkenswerte Anordnung erkennen lassen (Fig. 11). Sieht man nämlich in der Richtung der Achse, um welche die Drehung erfolgen wird, auf die Spindel, so kann man mit vollster Sicherheit konstatieren, daß jedes der beiden Stäbchen nur mit einem Pol in Verbindung steht, mit demjenigen, zu welchem es später gelangen soll. An das eine der beiden Stäbchen treten nur von dem einen Pol her Fasern heran, die dem anderen Pol zugekehrte Seite und der ganze hier gelegene Teil der Spindel ist völlig faserfrei, das andere Stäbchen zeigt die umgekehrten Beziehungen zu den beiden Polen. Denken wir uns, wie oben, diese Fasern mit Kontraktilität begabt und sich wirklich kontrahierend, so ist die erfolgende Drehung der Chromatinplatte eine mechanische Notwendigkeit; die durch die Fasern und Stäbchen repräsentierte zweimal rechtwinkelig gebogene Linie (Fig. 11) muß schließlich zu einer geraden werden, welche mit der Spindelachse zusammenfällt (Fig. 12 *a*).

Jedenfalls liefert uns der Prozeß den evidenten und an anderen Objekten viel schwieriger zu erbringenden Beweis, daß es Fälle giebt, in denen die Spindelfasern oder ein Teil derselben nicht kontinuierlich von einem Pol zum andern ziehen, sondern aus zwei Hälften bestehen, die erst durch die Vermittlung der chromatischen Elemente in Zusammenhang gebracht werden.

Ist die definitive Lage erreicht, so erfolgt die Trennung der beiden Tochterstäbchen genau wie das erste Mal (Fig. 15), so daß es unnütz wäre, eine Beschreibung davon zu geben.

Fig. 16 giebt ein Bild von der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers. Die Tochterstäbchen haben die Spindelpole nicht erreicht: zwischen ihnen hat sich eine breite Spindel von Verbindungsfasern entwickelt, welche im Äquator von einer deutlichen Zellplatte durchsetzt wird. Das Bild zeigt eine große Übereinstimmung mit vielen Zellteilungsfiguren pflanzlicher Gewebe.

In anderen Fällen vollzieht sich die Teilung des chromatischen Elements in etwas abweichender Weise. Die beiden der Länge nach aneinander liegenden und miteinander durch chromatische Brücken verbundenen Stäbchen weichen an dem einen Ende auseinander, während sie mit dem anderen in Zusammmenhang bleiben, und stellen so schliesslich einen einfachen Faden dar (Fig. 13), der in seiner Mitte eine Unterbrechung zeigt, als wäre er in einer Querteilung begriffen. Die eine Hälfte steht mit dem äußeren, die andere mit dem inneren Spindelpol durch Fasern in

Verbindung. Fig. 14 zeigt dieses Verhalten auf einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, auf welches direkt die Trennung der beiden Tochterelemente zu folgen scheint. Dieses eigentümliche Verhalten, welches auf den vorgerückteren Stadien eine Querteilung des chromatischen Elements vortäuscht, ist, wie wir unten sehen werden, im Tierreich weiter verbreitet.

In beiden Fällen erhält der zweite Richtungskörper ein einfaches Stäbchen, ein gleiches wandelt sich in das Gerüst des Eikerns um (Fig. 17).

Indem ich nun von diesen Resultaten aus zu einer Besprechung des von van Beneden aufgestellten Entwickelungsganges übergehe, habe ich in erster Linie die Übereinstimmung einer großen Zahl unserer Figuren hervorzuheben. Van Beneden zeichnet die Zusammensetzung des Keimfleckes aus Kugeln und zieht bereits den Schluß, daß sich die verschiedenen Bilder nur durch die Annahme erklären lassen, daß acht Kugeln vorhanden sind. Desgleichen stimmen seine Zeichnungen des chromatischen Elements in der ersten Richtungsspindel mit den meinigen überein. So erkennt man in Fig. 16 (Taf. XIV) und in Fig. 1 (Taf. XV) die vier Stäbchen von den Enden, während in den meisten übrigen Figuren der Taf. XV, meinen Figuren 2 und 6*b* entsprechend, nur zwei Stäbchen der Länge nach zu erkennen sind. Auch die Verbindungsbrücken zwischen den vier Stäbchen hat van Beneden an manchen Präparaten wahrgenommen, aber nicht entscheiden können, ob sie chromatisch sind oder nicht (pag. 201). Ich habe schon oben hervorgehoben, daß wenigstens die gemäßigteren Formen der „figure ypsiliforme", wie diese z. B. durch die Fig. 18 (Taf. XV) repräsentiert wird, sich gut an meine Figuren 2, 3, 4 und 5 anschließen. Schließlich zeigen auch die in Fig. 14—18 dargestellten Endstadien der Teilung keine wesentliche Abweichung von meinen entsprechenden Präparaten.

Ich glaube, daß bei der Übereinstimmung solcher spezifischer Details, die den karyokinetischen Figuren ein ganz eigenartiges Gepräge verleihen, ein Zweifel an der Identität unserer Objekte nicht bestehen kann. Es spricht also von vornherein unsere ganze Erfahrung dafür, daß auch der Entwickelungsgang, welcher diese einzelnen Figuren in Beziehung zu einander bringt, stets der gleiche sein werde.

Nach van Beneden verläuft derselbe, kurz gesagt, in folgender Weise: Die Spindel stellt sich tangential und liegt schließlich direkt unter der Eioberfläche, wo sie durch gewisse Umbildungen in einen linsenförmigen Körper (Discus) übergeht, in welchem die Faserung verschwindet und einer feinen Granulierung Platz macht. Schließlich ist der ganze Discus kaum mehr vom umgebenden Protoplasma zu unterscheiden. Nun erfolgt die Teilung des Chromatins in eine äußere und eine innere Hälfte, also in bezug zur Lage der verschwundenen Spindel durch ein seitliches Auseinanderweichen der Tochterelemente. „Ce n'est pas l'un des pôles du fuseau qui est éliminé; mais dans le plan équatorial que se fait l'élimination."

Dieser Modus der Bildung des ersten Richtungskörpers wird durch eine Reihe von Bildern belegt, in der sich kaum eine Lücke nachweisen läßt. Wir haben bei Besprechung der Carnoy'schen Arbeit gesehen, daß dort bei der Annahme eines seitlichen Auseinanderweichens der beiden Chromatingruppen ein Sprung gemacht werden muß, um zu den Endstadien der Teilung zu gelangen, und darin zugleich ein Mittel kennen gelernt, das Irrtümliche dieser Anschauung zu erweisen. Im vorliegenden Fall dagegen ist dieser Prüfstein nicht anwendbar. Denn hier müssen die Endstadien der Teilung, was das Chromatin betrifft, die gleichen Bilder liefern, mag man nun das aus den vier Stäbchen bestehende Element durch die Äquatorialebene oder durch eine (allerdings bestimmte) die Spindelachse enthaltende Ebene halbieren. Van Beneden's Teilungsmodus würde ebenso gut zu den von ihm gezeichneten Endstadien führen, als der von mir beschriebene.

Wir müssen daher seine vermittelnden Bilder auf ihren Wert prüfen. Dabei ergibt sich zunächst die gewiß auffallende Thatsache, daß sich unter den Figuren van Beneden's einige finden, aus denen sich ein ganz normaler Verlauf des Prozesses zusammenstellen läßt. Schließt man an Fig. 20 (Taf. XV) der Reihe nach die Fig. 14, 21, 15 und 18 der Tafel XVI, so erhält man alle nötigen Stadien einer typischen karyokinetischen Teilung.

In Fig. 20 (Taf. XV) fällt die Spindel in einen Eiradius, in der gleichen Lage, nur bedeutend verkürzt, finden wir sie in Fig. 14 (Taf. XVI). Daran schließen sich ungezwungen Fig. 21 und die übrigen.

Es ist merkwürdig, daß van Beneden auf diese Bilder nicht aufmerksam geworden ist.

Die citierte Fig. 14, welche als Übergangsstadium von Fig. 20

(Taf. XV) zu Fig. 21 (Taf. XVI) die Ausstoßung eines Poles, also den gewöhnlichen Verlauf der Karyokinese, meiner Meinung nach, beweist oder doch wenigstens im höchsten Grade wahrscheinlich macht, finde ich in seinem Werke gar nicht erwähnt.

Seine Anschauung stützt sich wesentlich auf die oberflächliche tangentiale Lagerung der Spindel, die sich hier rückbilden soll. Was diese Stellung der Spindel betrifft, so möchte ich hierüber Beobachtungen anführen, die ich an Eiern, die kalt mit Alkohol oder Pikrin-Essigsäure behandelt waren, sehr häufig gemacht habe, besonders an den Eiern des Carnoy'schen Typus. Man bekommt hier viele Präparate zu Gesicht, in denen, offenbar durch die Einwirkung des Reagens, Verlagerungen der Spindel eingetreten sind, derart, daß dieselbe förmlich wie ein Fremdkörper aus dem Ei herausgestoßen wird und nun möglichst oberflächlich in tangentialer Richtung unter der Perivitellinhülle sich findet. Während sonst die Faserung stets aufs beste erhalten ist, erscheinen diese Spindeln sehr kompakt und fast homogen, eine Erscheinung, die normalerweise erst bei der Verkürzung der Spindel kurz vor der Teilung eintritt. Solcher Art mögen die hierher gehörigen Bilder van Beneden's zum Teil sein, in welcher Vermutung mich einige Stellen in seiner Beschreibung bestärken. Auf Seite 219 heißt es: „toute la figure devient plus sombre est plus homogène" und auf Seite 222: „l'on pourrait croire qu'il (le fuseau) a été expulsé en dehors du vitellus".

Was ferner die völlige Rückbildung der Spindel in dieser Stellung betrifft, so ist dieselbe durchaus nicht bewiesen. Denn die Figuren 3, 4 und 5 auf Tafel XVI, die dieses Verhalten veranschaulichen sollen, machen ganz den Eindruck, als seien es Pol-Ansichten von Spindeln, wie solche in den Figuren 22 und 23 (Tafel XV) und Figur 2 (Tafel XVI) dargestellt sind.

Meine Argumentation ist also kurz gefaßt folgende: die extreme oberflächliche Lagerung der Spindel ist wahrscheinlich Kunstprodukt, ihre Rückbildung in dieser Lage ist nicht bewiesen. Besitzt die Spindel wirklich normal jene Lage, so ist einmal die Möglichkeit gegeben, daß sie sich, wie bei anderen Eiern, so lange dreht, bis sie mit ihrer Achse in einen Eiradius fällt (Fig. 19 und 20, Taf. XV), worauf dann die Teilungsstadien (Fig. 14, 21, 15 etc. Taf. XVI) folgen, oder daß eine normale Kernteilung ohne Drehung erfolgt, wie ich eine solche, allerdings für die andere Eiart, unten beschreiben werde.

Kürzer kann ich mich über die Bildung des zweiten Richtungs-

körpers aussprechen; hier läßt van Beneden die Teilung wesentlich durch eine Spaltung der Spindel in zwei Seitenhälften sich vollziehen, wie wir eine solche bei Carnoy kennen gelernt haben. Um die Reihe von Bildern, aus denen dieser Verlauf konstruiert wird, zu charakterisieren, bediene ich mich am besten van Beneden's eigener Worte (pag. 256): „Le second fuseau de direction présente, dans les préparations à l'alcool, un tel degré de complication qu'il est extrêmement difficile, malgré la netteté des images, d'interpréter tous les détails de structure que l'on distingue. Il est tout aussi difficile de se rendre un compte exact de la succession des phénomènes.“ Wer die hierher gehörigen Abbildungen van Beneden's gesehen hat, wird diesen Satz gerne bestätigen.

Man kann dem Buche des belgischen Forschers, das, was die Feinheit der Beobachtung und die Verwertung des Gesehenen betrifft, ein wahres Musterwerk genannt zu werden verdient, den Vorwurf nicht ersparen, dass jegliche Kritik, ob das Beobachtete auch normal sei, in demselben fehlt. van Beneden geht mit einer Sicherheit zu Werke, als hätte er alles, was er beschreibt, im lebenden Zustand gesehen. Die Frage, die sich der Forscher im Organischen, sobald er mit Reagentien arbeitet, bei jedem Schritt vorlegen muß: entspricht das Präparat dem Leben — wird nirgends gestellt.

Und gerade van Beneden lagen Thatsachen genug vor, welche ihm die ernstlichsten Bedenken gegen die Zuverlässigkeit seiner Bilder hätten erwecken sollen. Er selbst berichtet uns auf Seite 255, daß die Salpetersäure- und die Alkoholpräparate beträchtliche Verschiedenheiten aufweisen, desgleichen sind die anhangsweise besprochenen Alkoholpräparate von den zuerst beschriebenen sehr abweichend. Und zwar sind dies nicht lediglich Differenzen der Konservierung, wie sie sonst vorkommen, sondern man erkennt hier deutlich, daß in den einzelnen Fällen das noch lebende Objekt sich in verschiedener Weise verändert haben muß, ehe die Fixierung erfolgt ist.

Ich habe schon oben erwähnt, daß van Beneden beim Studium der Bildung des zweiten Richtungskörpers beide Arten von Eiern vor sich gehabt hat. Die Figuren 15—18 (Taf. XVII), die der Tafel XVIII, XVIII bis und die Figuren 1—2 (Taf. XIX) gehören dem Carnoy'schen Typus an, während die übrigen, wenigstens zum Teil, von solchen Eiern stammen, bei denen van Beneden die Bildung des ersten Richtungskörpers untersucht hat. Wie bei der ersten Spindel, so stimmen auch hier die Stadien mit Äquatorial-

platte und jene mit getrennten Tochterplatten mit den meinigen im wesentlichen überein. Schiebt man zwischen die van Beneden'schen Figuren 16, 17 (Taf. XVII), 1, 2, 3 (Taf. XIX) einerseits und Fig. 3 und 4 (Taf. XVIII bis) andererseits meine Figuren 41 und 42 (Taf. II) ein, so ist der typische Verlauf der karyokinetischen Teilung hergestellt, zugleich aber durch diese zwei Stadien eine viel bessere Verbindung zwischen seinen citierten Figuren gewonnen als durch seine eigenen Zwischenstadien. Diese sind sicher zum Teil (Fig. 1 und 2, Taf. XVIII), vielleicht sämtlich, nur in verschiedener Ansicht und Ausbildung seitlich gespaltene Spindeln, wie wir solche bei Nussbaum und Carnoy in variabelster Ausbildung kennen gelernt haben, und über deren pathologische Natur wohl kein Zweifel mehr bestehen kann, nachdem ich nachgewiesen habe, daß sie an den durch Hitze abgetöteten Eiern völlig fehlen.

Wir kommen so zu dem Schluß, daß die Befunde van Beneden's ebensowenig wie diejenigen Carnoy's imstande sind, eine Abweichung der Richtungskörperbildung bei Ascaris megalocephala vom Schema der Karyokinese wahrscheinlich zu machen, geschweige denn zu beweisen.

c) Abnormes und Pathologisches.

Auf die pathologischen Figuren, soweit sie durch die Einwirkung unserer Reagentien verursacht sind, im Einzelnen einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht; dieselben sind zu mannigfach wechselnd, um sich von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus betrachten zu lassen. Nur ein Punkt scheint wenigstens den Anfangsstadien durchaus gemeinsam zu sein, nämlich die Tendenz zu einer Längsspaltung der Spindel, worin ja Carnoy und zum Teil auch van Beneden den Teilungsvorgang erkennen zu müssen glaubten. Bei dem Carnoy'schen Typus rücken die beiden chromatischen Elemente seitlich auseinander, wobei sich die Spindel zunächst in gleicher Richtung verbreitert. Ein solches Bild habe ich in Fig. 19 (Taf. III) in *a* im optischen Längsschnitt, in *b* im Äquatorialschnitt dargestellt. Bei ersterer Ansicht sieht man zwar noch den ganzen Raum von Spindelfasern durchsetzt; allein die Polansicht zeigt wie in der Mitte eine Spaltung sich vorbereitet. Die Figur besteht aus zwei lateralen Hälften, die unter einem stumpfen Winkel miteinander vereinigt sind. Zugleich tritt in den beiden Hälften eine zu den Spindelfasern senkrechte Streifung

deutlich hervor. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß einige dieser Figur ganz ähnliche Bilder Nussbaum's und Carnoy's, welche von ersterem als gebogene Spindeln mit Tochterplatten, von letzterem als gespaltene Spindeln, die an dem einen Pol noch in Zusammenhang stehen, aufgefaßt werden, nur solche polare Ansichten noch wenig modificierter Figuren darstellen.

Die gleiche Tendenz zu einer seitlichen Trennung habe ich bei dem van Beneden'schen Typus in der ersten Richtungsspindel wahrgenommen (Fig. 18, Taf. III). Die Figur spaltet sich in zwei seitliche Hälften, die an den Polen in Zusammenhang bleiben und einen hyalinen Raum zwischen sich schließen. Jede Hälfte enthält das halbe chromatische Element, also 2 Stäbchen, die keinerlei sichtbare Verbindung mehr mit denen der anderen Seite aufweisen. Weiter als bis zu dem beschriebenen und gezeichneten Stadium habe ich den Prozeß niemals schreiten sehen. Interessant ist an diesem Fall die Halbierung des chromatischen Elements, die in einer Richtung erfolgt, wie wir sie normalerweise erst bei der zweiten Teilung sich vollziehen sehen.

Wichtiger als diese durch den Einfluß äußerer Agentien herbeigeführten pathologischen Erscheinungen sind einige andere vom typischen Verlauf abweichende Prozesse, die durch eigentümliche Verhältnisse oder einen Mangel im Ei selbst bedingt sind, und für die die Grenze zwischen „abnorm“ und „pathologisch“ schwer zu ziehen ist. Alle meine Beobachtungen in dieser Richtung stammen von Eiern des Carnoy'schen Typus. Einige schließen sich an schon Bekanntes an. Es sind dies Fälle von Verschleppung chromatischer Elemente bei der Trennung der Tochterplatten. Strasburger [1]) hat zuerst an den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva die Beobachtung gemacht, „daß bei der Trennung der Kernplattenelemente in ihre beiden Hälften häufig einzelne Elemente, statt gegen den Pol zu rücken, im Äquator der Spindel verbleiben.“ Diese rekonstruieren sich dann selbständig zu einem sehr kleinen Kern. Einen ganz ähnlichen Fall beschreibt Rabl [2]), wenn auch bei seinem isolierten Befund die Verknüpfung seiner beiden hierher gehörigen Figuren (16 und 17, Taf. X) nicht so sicher ist als bei Strasburger.

Sowohl bei der Bildung des ersten, als auch des zweiten

---

1) Strasburger, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne etc. Bonn, 1882, pag. 22.

2) Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. X, 1885, pag. 292.

Richtungskörpers habe ich eine derartige Verschleppung von Kernelementen beobachten können; allerdings nie, wenigstens nie unzweifelhaft, im Verlauf des Prozesses selbst, sondern nur in den Endstadien, in denen ein Stäbchen nicht an dem Ort gefunden wird, wohin es gehört, sondern anderswo liegt, was ja bei der geringen und ganz konstanten Zahl derselben und infolge des Umstandes, daß man die beiden Schwesterkerne stets nebeneinander liegen hat, mit Leichtigkeit festgestellt werden kann.

Ein solcher Fall ist in Fig. 53 (Taf. II) von der Bildung des ersten Richtungskörpers wiedergegeben. Der Richtungskörper ist abgetrennt, die im Ei zurückgebliebenen Elemente liegen in dem gleichmäßig granulierten Hof achromatischer Substanz, der noch keine Andeutung der zweiten Spindel erkennen läßt. Normalerweise sollten hier zwei Doppelstäbchen sich finden, zwei gleiche im Richtungskörper. Allein dieser enthält nur e i n Doppelstäbchen und daneben ein einfaches, im Ei dagegen erkennt man die normalen zwei Doppelelemente, daneben aber gleichfalls ein einfaches Stäbchen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Stäbchen die fehlende Hälfte des im Richtungskörper gelegenen einfachen Stäbchens darstellt, welche abnormer Weise im Ei zurückgeblieben ist. Da es nicht mit einem der beiden Doppelelemente des Eies in Verbindung steht, so scheinen die Tochterplatten zuerst normal gebildet und dann erst von dem einen Element der äußeren durch einen Mangel in der Teilungsmechanik die eine Hälfte ins Ei zurückgezogen worden zu sein. Es wäre sehr interessant, zu sehen, wie sich dieses Stück im weiteren Verlauf verhält. Allein ich habe bis jetzt trotz besonderer Aufmerksamkeit kein Folgestadium auffinden können.

Ganz die gleiche Erscheinung habe ich mehrmals bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers konstatieren können. Ein derartiges Ei ist in Figur 55 (Taf. II) dargestellt. Hier ist im zweiten Richtungskörper nur e i n Stäbchen vorhanden, es muß also ein sonst ausgestoßenes im Ei zurückgeblieben sein. Das Ei ist im Stadium der ausgebildeten Vorkerne und enthält drei Kerne: den Spermakern, den Eikern und dicht neben diesem einen etwa halb so großen Kern, der offenbar aus dem abnormerweise zurückgebliebenen Stäbchen sich gebildet hat. Es erhebt sich hier wieder die Frage, wie diese Verschleppung zustande gekommen ist. Es ist denkbar, daß sich bei einem der beiden Doppelelemente der zweiten Richtungsspindel die Trennung nicht vollzogen hat, daß das ganze Paar ins Ei zurückgezogen worden ist. Dieses

Paar würde den großen Kern gebildet haben, der demnach dem normalen Eikern nicht entspräche. Oder die Teilung der beiden Stäbchenpaare erfolgte regulär, die beiden inneren Tochterelemente lieferten, wie gewöhnlich, den großen Eikern, außerdem wurde aber noch eines der beiden äußeren zurückbehalten, welchem der kleinere Kern seine Entstehung verdankt. Ich halte die letztere Möglichlichkeit für die wahrscheinlichere. In einen zweiten Teil dieser Studien vorgreifend, kann ich bemerken, daß alle drei Kerne an der Bildung der ersten Furchungsspindel sich beteiligen.

Schließlich gehört zu den besprochenen Erscheinungen noch ein Fall, in dem ein zweiter Richtungskörper überhaupt nicht vorhanden ist, obgleich das Ei in jenem Stadium abgetötet wurde, wo Ei- und Spermakern ihre volle Ausbildung erlangt haben. Dieses Ei, welches in Fig. 54 abgebildet ist, enthält anstatt zwei drei annähernd gleich große Kerne: den Spermakern, den normalen Eikern und noch einen zweiten Eikern, der offenbar aus den sonst im zweiten Richtungskörper ausgestoßenen Elementen sich gebildet hat.

Von großem Interesse ist ein sehr häufiger abnormer Entwicklungsverlauf, der dadurch charakterisiert ist, daß nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird. Ich habe diesen Modus der Eireifung an mehr als 50 Eiern in allen Stadien verfolgen können, von den ersten Anfängen an bis zur ersten Furchung, in der seine Konsequenzen stets noch zu erkennen sind.

Dieser Entwicklungsgang tritt dann ein, wenn die erste Richtungsspindel genau tangential, also parallel zur Eioberfläche gestellt ist. Es erfolgt eine ganz normale Kernteilung (Fig. 47 und 48, Taf. II), allein zu einer Zellteilung, zur Bildung eines ersten Richtungskörpers kommt es nicht; wie es scheint, weil die beiden Kernhälften völlig symmetrisch zur Zellsubstanz liegen, so daß eine Zellteilung zwei gleich große Tochterzellen liefern müßte. Es bleiben also beide Tochterplatten im Ei, wie Fig. 49 lehrt, für die man mit Bestimmtheit behaupten kann, daß es nicht mehr zu einer Ausstoßung der einen Kernhälfte kommen kann; denn von „Verbindungsfasern“, die stets bis nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers persistieren, ist keine Spur mehr zu entdecken, auch haben die beiden Tochterplatten bereits ihren Parallelismus aufgegeben, sie sind sowohl unter sich, als auch zu denen der anderen Seite nicht unbeträchtlich verschoben. Der Hof achromatischer Kernsubstanz, in den dieselben eingebettet sind, zeigt zwar an der nach innen gerichteten Seite noch eine deutliche Furche,

als Andeutung einer versuchten Halbierung, dagegen hat er in seinem äußeren Abschnitt einen kegelförmigen Fortsatz gebildet, von dessen der Oberfläche des Eies anliegender Spitze eine deutliche divergierende Streifung nach innen zieht. Es ist dies der äußere Pol einer neuen Spindel, deren Achse auf der alten senkrecht steht. Man findet diese Eier in jenem Teil des Uterus, wo bei normaler Entwicklung der erste Richtungskörper ausgestoßen ist und die zweite Richtungsspindel sich zu bilden beginnt. Als solche haben wir auch die in unseren Eiern jetzt entstehende Spindel aufzufassen. In Fig. 50 sehen wir dieselbe etwa auf dem Stadium, welches für den regulären Verlauf durch die Fig. 34 repräsentiert wird, in Fig. 51, welche den Figuren 39 und 40 entspricht, ist die Spindel fertig gebildet. Wie sonst die zwei Doppelelemente, so werden in unserem Falle alle vier aus der ersten Teilung hervorgegangenen Doppelstäbchen in den Äquator der achromatischen Figur eingeordnet, so zwar, daß von jedem Element das eine Stäbchen dem äußeren, das andere dem inneren Pol zugekehrt ist. Meist ist die Lagerung eine solche, daß, wenn man sich in die Äquatorialebene ein Quadrat gelegt denkt, jedes Element die Mitte einer Quadratseite einnimmt (Fig. 51). Ein solches Bild, ohne Zweifel in der nämlichen Weise entstanden, findet sich auch bei Carnoy in Fig. 39 (Taf. II). Nun erfolgt eine ganz reguläre Teilung, von jedem der vier Doppelstäbchen wird die eine Hälfte in einem großen einzigen Richtungskörper abgetrennt, die anderen vier Stäbchen bleiben im Ei und bilden den Eikern. Die Eier, welche diese Teilung erleiden, finden sich stets im Verein mit solchen, welche den zweiten Richtungskörper bilden. Sie sind, abgesehen von der Kernfigur, von den normalen Eiern nicht im geringsten verschieden; die Bildung der beiden Perivitellinhüllen und die allmählichen Wandlungen im Habitus des Eikörpers und des Spermatozoons, das alles zeigen sie in ganz der gleichen Weise, wie jene Eier, welche in der Bildung des zweiten Richtungskörpers auf dem gleichen Stadium stehen wie diese abnormen in der Bildung ihres einzigen. Fig. 52 stellt ein Ei dieser Entwicklungsreihe dar, von welchem der aus vier einfachen Stäbchen bestehende Richtungskörper bereits abgetrennt ist, während die vier im Ei zurückgebliebenen, von einer Membran umgeben, sich in das Gerüst des Eikerns umzuwandeln beginnen. Diese Eier erfahren, wie wir im nächsten Teil sehen werden, eine ganz normale Befruchtung und Furchung.

Zum Schluß möge noch ein Ei erwähnt werden, welches, an-

statt einen zweiten Richtungskörper zu bilden, sich in zwei gleich große Tochterzellen geteilt hatte, so daß man auf den ersten Blick ein Furchungsstadium vor sich zu haben glaubt. Jede der beiden Tochterzellen enthält zwei Stäbchen, die eine außerdem noch das Spermatozoon (Fig. 56). Dieses Ei, oder richtiger gesagt, diese zwei Eier, sind, wie viele andere des gleichen Individuums, noch dadurch merkwürdig, daß sich bei der Ausbildung von Ei- und Spermakern die Kernvakuole nicht um die chromatischen Elemente, sondern neben denselben bildet, während diese, dicht neben ihrer Vakuole, unverändert in der Zellsubstanz liegen.

B. Ascaris lumbricoides.

Die Reifeerscheinungen dieser Eier habe ich bereits kurz beschrieben [1]) und ich würde, bei der Übereinstimmung des Prozesses mit dem anderer Eier, nur eine kleine Ergänzung zu dem bereits Gesagten hier für nötig finden, wenn nicht mittlerweile eine Arbeit von Carnoy [2]) über Eireifung und Furchung einiger Nematoden erschienen wäre, welche auch dieses Objekt umfaßt.

Die Beschreibung, die Carnoy von dem Verlauf der Eireifung bei Ascaris lumbricoides giebt, ist so fundamental abweichend von meinen Befunden, zugleich so sehr im Widerspruch mit allen Erfahrungen über Zellteilung, mit Ausnahme jener, die Carnoy selbst gemacht hat, daß ich eine eingehende, mit Abbildungen belegte Schilderung des von mir konstatierten Verlaufs nicht für überflüssig halte.

Die Eier von Ascaris lumbricoides sind nach meinen Erfahrungen viel leichter zu behandeln, als diejenigen von Ascaris megalocephala. Pathologische Bilder, wie bei diesen, habe ich hier nie gesehen. Alkohol von 30 und 70 % hat mir stets die besten Resultate, wenigstens in bezug auf die chromatischen Elemente, geliefert. Viel ungünstiger als Ascaris meg. ist unser Objekt dagegen in bezug auf die Größen- und Zahlenverhältnisse. Als Demonstrationsobjekte für schwache Vergrößerung, wozu die Eier des Pferdespulwurms ein so vorzügliches Material bilden, sind die von Ascaris lumbricoides nicht zu brauchen.

In der „Wachstumszone“ der Eiröhren zeigt das allmählich

---

1) Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München, II. Bd., 1886.
2) La Cellule, tom. III, fasc. I.

sich vergrößernde Keimbläschen den Bau eines typischen ruhenden Kernes: ein sehr zartes chromatisches Gerüst, dem exzentrisch ein achromatischer Nucleolus eingelagert ist; zur Bildung eines Keimflecks kommt es nicht.

In jenen Eiern, welche der Ablösung von der Rachis nahe sind, nimmt das Keimbläschen allmählich eine andere Struktur an. Das Chromatin zieht sich aus dem gleichmäßigen Reticulum auf eine Anzahl von stärker färbbaren Inseln zusammen, die zum großen Teil, vielleicht alle, der Membran des Keimbläschens angeschmiegt sind (Fig. 1, Taf. IV). Im Innern wird ein äußerst zartes achromatisches Gerüst sichtbar. Allmählich nehmen die chromatischen Inseln eine bestimmtere Form an; in Eiern, welche zur Aufnahme des Spermatozoons reif sind, erscheinen sie stets als kurze Stäbchen, die aufs deutlichste eine Querteilung erkennen lassen, indem jedes aus zwei chromatischen Körnern besteht, die durch ein achromatisches Verbindungsstück zusammengehalten werden (Fig. 2 und ff.). Ihre Zahl beträgt ungefähr 24.

Für das Studium der Bildung der Richtungsspindel sind die Eier von Ascaris lumbricoides infolge der Kleinheit des Keimbläschens kein günstiges Objekt. Was ich darüber ermitteln konnte, scheint sich den entsprechenden Vorgängen bei Ascaris megalocephala (Typus Carnoy) enge anzuschließen. Das Keimbläschen des ausgewachsenen Eies zeigt bei beiden Arten im wesentlichen den gleichen Grad von Differenzierung, es ist bei beiden von einer deutlichen Membran umschlossen, welche die chromatischen Elemente, so wie sie in die erste Spindel eintreten sollen, fertig gebildet enthält und von einem achromatischen Gerüst erfüllt ist. Diese Substanz jedoch zeigt bei den Eiern von Ascaris meg. ein sehr dichtes Gefüge, sie erscheint wie grob granuliert und kompakter als das Protoplasma, bei denen von Ascaris lumbricoides dagegen ist sie äußerst zart, in Nelkenöl sogar nahezu verschwindend, so daß das Keimbläschen den Eindruck einer Vakuole macht. Damit scheint mir eine Differenz zusammenzuhängen, die sich in den folgenden Stadien zu erkennen giebt. Das Volumen des Keimbläschens von Ascaris meg. nimmt bei der Umbildung zur Spindel nicht ab, bei Ascaris lumb. dagegen geht mit der Spindelbildung eine ganz beträchtliche Schrumpfung des Keimbläschens Hand in Hand, wobei die achromatische Substanz successive ein immer dichteres Gefüge erlangt.

Ich schließe daraus, daß im ruhenden Keimbläschen der letzteren Art die entsprechende Menge achromatischer Substanz auf

einen größeren Raum verteilt ist, daß das Keimbläschen von Ascaris lumb. relativ größer ist, als dasjenige von Ascaris meg.

In den Figuren 3—13 habe ich eine Serie von Umbildungsstadien dargestellt. Das ruhende Keimbläschen liegt in dem vakuolenhaltigen Protoplasma, das wie aus größeren und kleineren Kugelschalen zusammengekittet erscheint. Auf dem optischen Schnitt macht dieses Fachwerk den Eindruck eines Netzes mit größeren und kleineren rundlichen Maschenräumen. Einzelne Fäden desselben setzen sich an die Membran des Keimbläschens an; es läßt sich nicht entscheiden, ob sie mit derselben ein Continuum bilden, etwa der STRASBURGER'schen Anschauung gemäß, wonach die Kernmembran nur eine differenzierte Rindenschicht des Protoplasmas ist, oder nicht.

Der Kern beginnt zunächst in seiner Begrenzung unregelmäßig zu werden. An einer oder an mehreren Stellen, bald an entgegengesetzten Enden, bald benachbart, zeigt die Membran konkave Dällen, welche den Kernraum verkleinern und demselben sofort ein kompakteres Aussehen verleihen (Fig. 3 und 4). Man kann sich diesen Prozeß am besten so vorstellen, daß die an das Keimbläschen angrenzenden Vakuolen demselben Flüssigkeit entziehen und dadurch wachsend gegen den Kernraum vordringen, dessen achromatische Teilchen infolgedessen dichter aneinander rücken müssen.

Die weitere Entwicklung besteht lediglich in einer progressiven Fortbildung dieser Anfänge. Die Buchten, die gegen den Kern vordringen, werden nach und nach zahlreicher, seine Gestalt infolgedessen immer unregelmäßiger (Fig. 5, 6, 7).

Meist zeigt sich jedoch ein Durchmesser den anderen an Länge beträchtlich überlegen. Je mehr dieser Prozeß fortschreitet, um so kleiner wird der Kern, um so dunkler sein Inhalt; er nimmt mehr und mehr den Ton der Kernmembran an, so daß diese schließlich nicht einmal mehr als eine dichtere Rindenschicht wahrzunehmen ist. In Fig. 5 ist die Membran des Keimbläschens an der unteren Seite noch ziemlich deutlich als dunklere Linie zu erkennen, während sie im übrigen Teil bereits verschwunden ist.

Diese unregelmäßigen Figuren erinnern entschieden an die Spindelbildung bei Asc. meg.; die hier so deutlich ausgeprägte streifige Differenzierung habe ich jedoch bei Asc. lumb. in diesem Stadium nicht wahrnehmen können, woran die Kleinheit des Objektes schuld sein mag.

Eine Abgrenzung der Kernsubstanz vom Protoplasma ist nicht

möglich, die Zacken und Spitzen des Kerns scheinen kontinuierlich in das Fachwerk der Zellsubstanz überzugehen.

Gleichzeitig mit der beschriebenen Umbildung des kugeligen, vakuolenartigen Keimbläschens in einen kompakten, amöboid aussehenden Körper vollzieht sich eine Dislocierung der chromatischen Elemente, in der Weise, daß die zum größten Teil oder sämtlich an der Innenseite der Membran gelegenen Stäbchen auf einen kleinen Raum in der Mitte der achromatischen Figur zusammengedrängt werden (Fig. 5, 6, 7, 8). Eine Analyse des Chromatins auf diesem Stadium ist unmöglich; es könnte sowohl ein Haufen einzelner Körner als ein kontinuierlicher, dicht zusammengewundener Faden vorliegen, und nur der Umstand, daß vorher die charakteristischen Doppelstäbchen vorhanden waren und daß diese Stäbchen in der fertigen Spindel genau in derselben Weise und in der gleichen Zahl wieder zum Vorschein kommen, berechtigt uns zu der Behauptung, daß sie während dieser Zeit, äußerlich wenigstens, keine Umwandlung erfahren.

Allmählich tritt die Spindelform des achromatischen Körpers deutlicher hervor, indem die seitlichen Zacken und Kanten sich rückbilden und nur zwei opponierte Zipfel bestehen bleiben (Fig. 8 und 9). Ist dieses Stadium erreicht, so ändert sich das Aussehen der Figur, sie vergrößert sich, nimmt eine regelmäßige Spindelform an, wird bedeutend lichter und läßt eine leichte faserige Differenzierung erkennen (Fig. 10). Bei diesem Aufquellen werden die chromatischen Elemente wieder auseinandergetrieben und mehr oder weniger weit im Raum der Spindel verteilt. Hieran schließen sich dann Bilder, wo sie, mit ihrer Längsrichtung der Spindelachse parallel, von beiden Seiten her der Äquatorialebene zustreben (Fig. 11), bis sie hier zu einer äußerst regelmäßigen Platte angeordnet sind (Fig. 13). Betrachtet man eine solche Spindel vom Pol (Fig. 12), so sieht man, wie die chromatischen Elemente ziemlich gleichmäßig im Bereich einer kreisförmigen oder unregelmäßig begrenzten Fläche verteilt sind. Hier ist es sehr leicht, eine Zählung vorzunehmen. Wie im ruhenden Keimbläschen, so habe ich auch hier meistens die Zahl 24 erhalten, allein einige Male auch 25. Es ist unter Umständen schwer zu entscheiden, ob man ein Korn als ein oder zwei Elemente zu rechnen hat.

Im Profil tritt die Querteilung aufs deutlichste hervor. Die achromatischen Halbierungsstellen aller Elemente liegen genau in der Aquatorialebene, so daß man schon jetzt den Eindruck von zwei parallelen, dicht aneinander gelegten Platten erhält.

Die Spindel ist mittlerweile an die Oberfläche des Eies gestiegen und fällt meistens mit ihrer Achse in einen Eiradius; doch ist auch eine schiefe Stellung nicht ganz selten (Fig. 19).

Wie bei Asc. meg. (Typus Carnoy), so geht auch hier dem Auseinanderweichen der Tochterplatten eine Verkürzung und überhaupt Verkleinerung der achromatischen Figur voraus, die Spindel nimmt Tonnenform an, die Faserung verschwindet. In den Figuren 14, 15 und 16 ist die Wanderung der Tochterelemente zu den Polen in verschiedenen Stadien dargestellt. Der Prozeß der Teilung und Wanderung vollzieht sich an allen Stäbchen ganz gleichzeitig und gleichmäßig, so daß die jedem Pol zustrebenden Hälften stets in einer Ebene verbleiben. Dabei werden sie immer näher aneinander gepreßt, so daß schließlich zwei fast homogene chromatische Platten vorzuliegen scheinen; nur mit Mühe erkennt man eine Zusammensetzung derselben aus einzelnen Körnern. Zwischen den Tochterplatten erscheinen undeutliche Verbindungsfasern. Schließlich liegt die äußere Tochterplatte direkt unter der Eioberfläche, die innere scheint meistens auch an der dem Ei-Zentrum zugekehrten Seite von achromatischer Kernsubstanz bedeckt zu sein. Die ganze Figur hat bis zu diesem Stadium immer mehr an Volumen eingebüßt; fast die ganze Masse der Spindel ist (Fig. 16 und 17) in dem kleinen Raum zwischen den Tochterplatten enthalten.

Die Abtrennung des ersten Richtungskörpers erfolgt in der Weise, daß ein größeres oder kleineres linsenförmiges Stück des Eies, welches die äußere Tochterplatte enthält, durch Vermittlung einer Zellplatte losgelöst wird (Fig. 17). War die Spindel zur Eioberfläche schief gerichtet (Fig. 19), so schneidet die Trennungsfläche tiefer in den Eileib ein (Fig. 20). Das abgetrennte Stück wird alsbald homogen, so daß nur noch die chromatische Substanz als eine der äußeren Perivitellinschicht angeschmiegte kleine Platte sich erkennen läßt.

Die im Ei zurückgebliebenen Hälften der Stäbchen liegen hier anfänglich in einem dichten, der Eioberfläche anliegenden Hof achromatischer Substanz (Fig. 18, 20), der allmählich lockerer wird und nicht selten eine kugelige oder ellipsoide Gestalt annimmt (Fig. 21). Auf solche Bilder gestützt, habe ich früher angegeben, daß zwischen der Bildung der beiden Richtungskörper eine Kernrekonstruktion stattfinde. Ich nehme dies jetzt zurück, indem man meiner Meinung nach von einer Rekonstruktion des Kerns nur dann sprechen darf, wenn sich die Tochterelemente

in ein Gerüst auflösen, ein solcher Zustand aber in unserem Fall nie durchgemacht wird, die chromatischen Körner vielmehr, ohne ihre Selbständigkeit aufgegeben zu haben, in die zweite Richtungsspindel eintreten. Hier erscheinen sie, wenn sie bereits zu einer regelmäßigen Äquatorialplatte angeordnet sind, noch als einfache Körner (Fig. 22*a*); erst allmählich nehmen sie die Form von Stäbchen an, die zur Spindelachse parallel stehen und in der Äquatorialebene eine Querteilung deutlich erkennen lassen (Fig. 23). Auf diesem Stadium zeigt die zweite Spindel, abgesehen von der Größe der Elemente, im Profil und vom Pol völlige Übereinstimmung mit der ersten; die Zahl der Stäbchen läßt sich wieder als 24 bestimmen (Fig. 22*b*).

Die Wanderung der beiden Tochterplatten zu den Polen der verkürzten Spindel und die Abtrennung der äußeren mit einem kleinen linsenförmigen Stück der Zellsubstanz erfolgt genau wie bei der Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 24—26).

Das Ei von Asc. lumb. besitzt annähernd die Form eines langgestreckten Rotationsellipsoids. Carnoy hat die Beobachtung gemacht, daß der erste Richtungskörper im Äquator, der zweite an einem Pole dieses Körpers abgetrennt wird. Ich konnte dieses Verhalten an meinen Präparaten gleichfalls sehr konstant beobachten; einzelne Abweichungen kommen aber doch vor. Ich habe sogar Fälle beobachtet, in denen die beiden Richtungskörper im gleichen Eiradius lagen.

Besondere Mühe habe ich darauf verwendet, festzustellen, ob wirklich auch bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Halbierung der einzelnen Elemente erfolgt, und nicht etwa die halbe Anzahl derselben ohne Teilung entfernt würde. Denn bei der Mannigfaltigkeit der karyokinetischen Prozesse, die von Carnoy vertreten wird, und bei der spezifischen Bedeutung, die nach Weismann der Bildung des zweiten Richtungskörpers zukommen soll, ist es von Wert, in jedem einzelnen Fall den Verlauf des Prozesses festzustellen. Schon die in der Äquatorialebene angedeutete Querteilung der Stäbchen läßt ja kaum einen Zweifel, daß eine Spaltung derselben eintreten wird, ein vollgültiger Beweis aber wird dadurch geliefert, daß sich in manchen Fällen in den Tochterplatten bei sehr guter Konservierung und weniger dichter Lagerung die Zahl der konstituierenden Elemente annähernd bestimmen läßt (Fig. 27), wobei ich dann stets ungefähr die Zahl 24 erhalten habe.

Wenn ich nun auf Grund dieser Befunde die CARNOY'schen Resultate einer Kritik unterziehe, so muß ich im voraus bemerken, daß ein Teil unserer Differenzen vielleicht in einer Variabilität der Eier seinen Grund haben mag. Man kann in dieser Hinsicht bei der Beurteilung der Beobachtungen anderer Autoren nicht vorsichtig genug sein, wie uns das Beispiel von Ascaris megalocephala gelehrt hat. Freilich habe ich bei Asc. lumb., obgleich ich Eier von vielen verschiedenen Individuen zu verschiedenen Zeiten gesammelt und untersucht habe, an Alkohol-, Salpetersäure- und Pikrin-Essigsäure-Präparaten stets genau die gleiche Anordnung vorgefunden, immer die nämliche Zahl von Stäbchen, die durch Querteilung die Tochterplatten liefern. Auch zeigen viele der CARNOY'schen Abbildungen eine genügende Übereinstimmung mit den meinigen, um eine Identität des Untersuchungsobjekts fast gewiß erscheinen zu lassen.

CARNOY berichtet vom Bau des Keimbläschens des zur Befruchtung reifen Eies, daß scheinbar das Chromatin in Form von getrennten Stäbchen vorliege, daß diese aber durch achromatische Fädchen verbunden seien, die man als des Chromatins beraubte Abschnitte eines kontinuierlichen Knäuels betrachten müsse. Mag diese Anschauung richtig sein oder nicht, so ergiebt sich daraus doch, daß CARNOY dieselben Bilder vor sich gehabt hat, wie ein solches in meiner Figur 1 dargestellt ist.

Von der schon im Keimbläschen angedeuteten Querteilung der Stäbchen hat er dagegen weder jetzt noch später etwas wahrgenommen. Desgleichen giebt er kein Bild von der Entstehung der ersten Richtungsspindel, und was hierüber im Text gesagt ist, das scheint mir nach den Erfahrungen an anderen Objekten schematisiert zu sein. Die fertige Spindel zeigt, wie an meinen Präparaten, eine aus kurzen Stäbchen gebildete Äquatorialplatte, deren Zahl nach CARNOY ungefähr und mindestens 12 betragen soll. Ob diese Angabe als genau betrachtet werden darf, weiß ich nicht. CARNOY sagt nicht, ob er die Zählung bei seitlicher oder bei polarer Ansicht vorgenommen hat; im ersteren Fall ist eine genaue Zahlenbestimmung unmöglich. Die Flächenansicht der Äquatorialplatte aber findet sich bei CARNOY weder gezeichnet, noch im Text erwähnt, so daß es zweifelhaft ist, ob er sie überhaupt gesehen hat.

An das Stadium der fertigen Spindel reiht CARNOY ein Bild, entsprechend meiner Fig. 10, welches ohne Zweifel ein dem vorigen vorhergehendes Stadium repräsentiert. CARNOY giebt zu, daß eine

solche Interpretation möglich ist, allein er benutzt es doch, um zu einem folgenden überzuleiten: die Spindel mit wohl ausgebildeter Äquatorialplatte soll sich in einen ruhenden Kern zurückverwandeln. „En effet, après s'être maintenue pendant un certain temps, la figure revient sur elle-même etc.“

Dieser Kern bildet dann durch direkte Teilung (sténose) den ersten Richtungskörper, von welchem Prozeß wir nichts als die Endstadien (Fig. 208 und 209) vorgeführt bekommen, die den Endstadien einer karyokinetischen Teilung völlig entsprechen: wir sehen eine äußere und innere Tochterplatte, die durch Verbindungsfasern in Zusammenhang stehen.

CARNOY's Figuren enthalten also zwei typische Stadien der karyokinetischen Teilung: eine Spindel mit Äquatorialplatte und eine Spindel mit Tochterplatten. Allein trotzdem soll die letztere nicht in der allgemein verbreiteten Weise aus der ersteren hervorgehen, sondern eine völlige Rückbildung der Spindel in den ruhenden Kern sich vollziehen, der dann durch direkte Teilung jene Endstadien liefert. Und dieser Prozeß, der die ganze Karyokinese auf den Kopf stellt, wird repräsentiert durch zwei Stadien, von denen überdies das eine (Fig. 206) als ein der fertigen Spindel vorhergehendes allgemein bekannt ist, das andere (Fig. 207) aber, welches den „ruhenden Kern“ darstellt, sich wohl bei einer Drehung des Eies als die polare oder nahezu polare Ansicht einer Spindel entpuppen dürfte, wie eine solche etwa in Fig. 206 bei seitlicher Ansicht gezeichnet ist.

Nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers verbreiten sich, wie auch ich berichtet habe, die Chromatinsegmente im Innern der zurückgebliebenen achromatischen Substanz, die von neuem mehr oder weniger das Aussehen eines ruhenden Kernes gewinnt. Ob bei den CARNOY'schen Eiern wirklich eine Rekonstruktion erfolgt, oder ob er sich, wie früher auch ich, durch die unregelmäßige Verteilung der Elemente hat täuschen lassen, wage ich nicht zu entscheiden. Nun soll sich der gleiche Prozeß vollziehen, wie das erste Mal: Ausbildung der Spindel bis zum Stadium der fertigen Aquatorialplatte, Rückbildung dieser Figur zu einem ruhenden Kern, Bildung des zweiten Richtungskörpers durch direkte Teilung. Die Bilder, die CARNOY von der zweiten Richtungsspindel giebt, sind zum Teil, wie Fig. 212, 217, 218, von den meinigen abweichend, indem die chromatischen Elemente, die ich in allen Stadien als Körner oder kurze Stäbchen gesehen habe, hier zu langen, körnigen Fäden ausgezogen sind. Ein prin-

zipieller Unterschied liegt darin jedoch nicht. Obgleich Carnoy die Bildung des zweiten Richtungskörpers durch eine große Zahl von Figuren veranschaulicht, ist doch die Beweisführung keineswegs strenger als für die erste Teilung. Alle seine Bilder, mit Ausnahme der Figuren 221 und 222, stellen bekannte Stadien einer regulären, karyokinetischen Teilung dar, und gegen die zwei citierten Figuren, welche den aus der rückgebildeten Spindel entstandenen ruhenden Kern veranschaulichen sollen, hege ich den gleichen Verdacht, wie gegen Fig. 207, daß es nur polare oder schräge Ansichten von vielleicht schlecht konservierten Spindeln seien.

Zu seiner eigentümlichen Auffassung des Entwicklungsganges gelangt Carnoy aber dadurch, daß er die gleichen Stadien einmal für die Ausbildung und dann für die Rückbildung verwendet, auf welche Art man natürlich auch beweisen kann, daß der Richtungskörper, nachdem er ausgestoßen ist, wieder ins Ei zurückkehrt, um vielleicht zum zweiten Mal ausgestoßen zu werden. So finden wir annähernd das gleiche Bild in Fig. 212 und 217 für die Bildung der Spindel, in Fig. 220 für die Rückbildung und in Fig. 223 für die Vorbereitung des ruhenden Kernes zur direkten Teilung benützt. Carnoy könnte versuchen, die Lagerung der zweiten Spindel, die, wie er konstatiert hat, in den meisten Fällen vom Äquator, wo der erste Richtungskörper sich abgelöst hat, zu einem der Pole wandert, als Beweis heranzuziehen, daß diese identischen Bilder wirklich zweimal vorkommen. Allein einerseits ist diese Lageverschiebung doch nicht ganz konstant und vollzieht sich einmal rascher, ein anderes Mal langsamer, andererseits scheinen die Figuren 220 und 223, auf die es hier ankäme, nicht optische Längsschnitte, sondern Aquatorialschnitte von Eiern darzustellen, da sie wohl bei derselben Vergrößerung entworfen sind wie die Fig. 222.

Jedenfalls also liefern die gezeichneten Präparate Carnoy's nicht den geringsten Anhaltspunkt, der uns zu der Annahme eines vom Schema der Karyokinese abweichenden Verlaufs nötigen könnte.

C. Die Beziehungen der beschriebenen Befunde zur Karyokinese überhaupt und zu der Richtungskörperbildung anderer Eier.

Einen für alle bekannten Fälle gültigen Verlauf der karyokinetischen Teilung glaube ich etwa in folgender Weise entwerfen zu könneu: Zusammenziehung des chromatischen Kernmaterials in eine (bestimmte) Anzahl isolierter Stücke von charakteristischer, nach der Zellart wechselnder Form, die chromatischen Elemente; Ausbildung einer achromatischen Fadenfigur, sei es aus Kern-, sei es aus Zellsubstanz, mit zwei Polen; Lagerung der chromatischen Elemente, soweit dies ihre Zahl, Form und Größe gestattet, in der Äquatorialebene der achromatischen Figur; Teilung der chromatischen Elemente in zwei Hälften, von denen jede einem anderen Pol zugeführt wird; Auflösung der Tochterelemente in das Gerüst zweier neuer Kerne.

Betrachten wir zuerst, ob und in welcher Weise die chromatischen Elemente der Ascarideneier sich diesem Schema unterordnen lassen. Auf dem frühesten Stadium, welches wir von Ascaris lumbricoides kennen gelernt haben, zeigt das Keimbläschen den typischen Bau des ruhenden Kernes, und wir sind zu der Annahme berechtigt, daß aus dem hier vorhandenem Gerüst die chromatischen Elemente in ganz der gleichen Weise hervorgehen, wie in anderen Fällen, wenn sich auch das Detail dieser Umbildung wegen der Kleinheit des Objekts nicht feststellen läßt. Die Anordnung der Elemente zu einer äquatorialen Platte, ihre Querteilung und die Bildung der Tochterplatten, dies alles ist uns in der gleichen Weise von vielen anderen Kernteilungen, besonders aus dem Kreis der Arthropoden, bekannt. Abweichend an der ganzen Richtungskörperbildung ist nur das Verhalten der im Ei zurückbleibenden Tochterelemente nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, indem dieselben sich nicht in ein Gerüst auflösen, sondern isoliert bleiben und so direkt als die Mutterelemente in der nächsten Spindel erscheinen. — Wie in allen Fällen, in denen die Zahl der Elemente Gegenstand besonderer Aufmerksamkeit gewesen ist, so konnten wir dieselbe auch bei Ascaris lumbricoides als konstant, und zwar wahrscheinlich in allen Fällen 24 betragend, erkennen. Diese Zahl ist, wie aus dem Verlauf des ganzen Prozesses hervorgeht und auch direkt durch die Beobachtung festgestellt worden ist, für die beiden aufeinanderfolgenden Teilungen die gleiche.

In dem Keimbläschen der Eier von Ascaris megalocephala, Typ. CARNOY, sind auf dem frühesten Stadium, welches wir besprochen haben, bereits zwei selbständige Chromatinportionen vorhanden, die wir als chromatische Elemente anzusprechen haben. Über die Bildung dieser Elemente ist uns nichts Sicheres bekannt. Gewiß gehen sie in irgend welcher Weise aus einem typischen Kerngerüst hervor. Allein diese Umbildung des Reticulums in die chromatischen Elemente, die bei anderen Zellen und auch bei manchen Eiern (Asc. lumb.) direkt der Teilung vorhergeht, scheint sich bei den meisten Eiern in einer langen Periode und auf Umwegen, die noch nirgends genau erforscht sind, zu vollziehen, wodurch eben zum Teil die specifische Struktur der meisten Keimbläschen bedingt wird.

Die beiden chromatischen Elemente verhalten sich in der Folge genau wie die von Ascaris lumb. Wie diese werden sie in die Äquatorialebene der Spindel gelagert und teilen sich (der Länge nach) in je zwei Tochterelemente, die zu entgegengesetzten Polen wandern. Die beiden im Ei verbleibenden Tochterelemente lösen sich nicht in ein Kerngerüst auf, sondern werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten Spindel, wo sie sich abermals der Länge nach teilen. Erst die zwei aus dieser Teilung hervorgehenden, im Ei zurückbleibenden Tochterelemente bilden das Gerüst eines ruhenden Kerns, des Eikerns. Auch hier finden wir also eine ganz konstante Zahl, nämlich zwei Elemente, sowohl in verschiedenen Eiern, als auch in den beiden aufeinanderfolgenden Teilungen des gleichen Eies.

In ganz der gleichen Weise endlich vollzieht sich der Prozeß bei den Eiern des VAN BENEDEN'schen Typus, mit dem einzigen Unterschied, daß hier nur ein einziges chromatisches Element existiert, die geringste mögliche Zahl, wodurch diese Eier wohl ein Unikum in der ganzen organischen Welt darstellen werden.

Es liegen bereits mehrfache Angaben vor, daß die Teilung der chromatischen Elemente sich in manchen Fällen schon zu einer Zeit vorbereitet, wo von der achromatischen Teilungsfigur noch keine Spur nachweisbar ist; der frappanteste dieser Fälle ist wohl der neuerdings von FLEMMING [1]) bei der äußerst interessanten „heterotypischen Teilungsform“ konstatierte.

---

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. An., Bd. 29.

Wir haben ein solches Verhalten auch bei den Ascariden-Eiern feststellen können. Im Keimbläschen von Ascaris lumbricoides zeigen die 24 Stäbchen lange die deutlichste Querteilung, ehe das Keimbläschen sich zur Spindel umzuwandeln beginnt. Viel ausgeprägter aber finden wir diese frühzeitige Vorbereitung der Teilung in den Eiern von Ascaris megalocephala. Während wir sonst nur zweiteilige Elemente kennen, haben wir hier vierteilige vor uns: in jedem Element ist nicht nur die Teilung in zwei Tochterelemente, sondern auch die Teilung dieser Tochterelemente selbst, die erst bei der zweitfolgenden Kernteilung zum Vollzug kommen soll, vorbereitet; in dem Element des Keimbläschens sind die Elemente der vier Enkelzellen bereits vorhanden.

Es führt uns dies auf das ungewöhnliche Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden aufeinanderfolgenden Teilungen zurück. Wir haben es in demselben offenbar mit einer Rückbildung zu thun, die mit der rudimentären Natur der Richtungskörper in Zusammenhang steht. Ohne Zweifel haben sich ursprünglich die aus der ersten Teilung hervorgegangenen Tochterelemente in ein Kerngerüst umgewandelt, aus dem dann erst in der gewöhnlichen Weise die Elemente der zweiten Spindel entstanden sind. Eine Tendenz, die beiden aufeinanderfolgenden und einander Punkt für Punkt wiederholenden Prozesse in einen zusammenzuziehen, hat dazu geführt, zunächst dieses Ruhestadium zu beseitigen; die Tochterelemente der ersten Spindel werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten. Da diese demnach schon längst, ja schon bevor die erste Spindel zur Ausbildung kommt, im noch ruhenden Keimbläschen, als die Hälften der hier vorhandenen Elemente, gegeben sind, so kann sich auch die Teilung, die sie in der zweiten Spindel erleiden sollen, hier schon vorbereiten: das Element des Keimbläschens wird vierteilig. Damit ist ein zweiter Schritt zu einer Abkürzung des Verlaufs gethan.

Wie diese Rückbildung noch einen Schritt weiter gehen kann, haben wir an jenen Eiern des Carnoy'schen Typus kennen gelernt, wo die erste Teilung sich nur noch an den chromatischen Elementen allein vollzieht, während die Kern- und Zellteilung unterbleibt, wobei die Zahl der Elemente verdoppelt werden muß. Hier kommt nur noch die zweite Zellteilung zustande.

Es scheint mir, als wäre dieses völlige Ausfallen einer Teilung geeignet, einiges Licht über gewisse bis jetzt ganz rätselhafte Erscheinungen zu verbreiten. Hierher gehört vor allem jene auf

halbem Wege stehen bleibende und wieder rückschreitende Kernteilung in den Eiern von Thysanozoon Diesingii, welche SELENKA[1]) beschrieben hat. Vor Bildung der Richtungskörper nämlich, deren hier, nachdem die Eier ins Wasser gelangt sind, ganz regulär zwei ausgestoßen werden, geht an diesen Eiern noch im Mutterleibe ein eigentümlicher Prozeß vor sich. Das Keimbläschen mit Keimfleck wandelt sich in eine typische Spindel mit mächtiger Protoplasmastrahlung um, die man nach der Zeit ihres Erscheinens für nichts anderes als die erste Richtungsspindel halten könnte. Nach dem Modus der Salamanderkerne entsteht ein „Aster“, es vollzieht sich die Metakinese, und es kommt zur Bildung regulärer Tochtersterne. Allein weiter schreitet der Prozeß nicht, Spindel und Polsonnen verschwinden allmählich, und es bildet sich ein typischer ruhender Kern aus, der die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Keimbläschens verloren hat. Dieser Vorgang läßt sich vollkommen mit dem von mir für Ascaris megalocephala als abnorm beschriebenen in Parallele bringen. In beiden Fällen vollzieht sich die Halbierung der Chromatinelemente und ihre Sonderung in zwei Gruppen, welche sonst den Tochterkernen ihre Entstehung geben — hier macht die Entwickelung Halt. Der Unterschied, daß bei Thysanozoon nun ein ruhender Kern entsteht, bei Ascaris nicht, ist kein essentieller, da bei dem Spulwurm auch nach der normalen Kern- und Zellteilung die Rekonstruktion unterbleibt. Es scheint mir deshalb keinem Zweifel zu unterliegen, daß wir den Fall SELENKA's nach dem am Ascaridenei konstatierten zu beurteilen haben, daß auch bei Thysanozoon ursprünglich eine Zellteilung stattgefunden hat, die rückgebildet worden ist. Von Wichtigkeit wäre es nun, über die Bedeutung dieser Teilung ins klare zu kommen. Eine Teilung des ausgewachsenen, mit Keimbläschen versehenen Eies kennen wir bloß in der Richtungskörperbildung. Es läßt sich deshalb kaum eine andere Annahme machen, als daß die rückgebildete Teilung bei Thysanozoon ursprünglich zur Entstehung eines Richtungskörpers führte, um so mehr als uns in diesem Fall das Ausfallen der Teilung, für das wir ja bei Ascaris megalocephala ein unbestreitbares Beispiel kennen gelernt haben, am ehesten verständlich ist.

Ist aber diese Interpretation richtig, so kommen wir zu dem Resultat, daß das Ei von Thysanozoon Diesingii früher drei primäre

1) SELENKA, Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralbl., Bd. I, No. 16.

Richtungskörper gebildet hat, da ja nach den Angaben SELENKA's noch jetzt deren zwei ausgestoßen werden.

Weiterhin betrachte ich als eine Erscheinung, die durch den in Rede stehenden Befund einer Erklärung zugänglich wird, die sonderbare zweite Längsspaltung der auseinander weichenden Tochterelemente vor der Rekonstruktion der Tochterkerne. Solche Fälle sind vereinzelt von FLEMMING und CARNOY beobachtet worden; der VAN BENEDEN'sche von der ersten Furchungsspindel der Ascaris megalocephala, ist, wie ich in einer späteren Mitteilung zeigen werde, höchst wahrscheinlich anders zu deuten. In jüngster Zeit gelang es FLEMMING[1]), die in Rede stehende Erscheinung als eine ganz konstante bei der „heterotypischen" Teilung der Spermatocyten von Salamandra festzustellen. Daß sie kein wesentliches Moment bei der karyokinetischen Teilung ausmacht, das wird durch das isolierte Vorkommen hinlänglich bewiesen. Es wäre nun, meiner Meinung nach, ganz wohl denkbar, daß in solchen Fällen, wo auf eine zweimalige Spaltung der chromatischen Elemente eine einmalige Kern- und Zellteilung trifft, gerade wie bei der beschriebenen abnormen Richtungskörperbildung, eine Kern- und Zellteilung ausgefallen ist, die mit dieser verbundene Teilung der chromatischen Elemente sich aber erhalten hat, was zu einer Verdoppelung ihrer Zahl führt. Die Rückbildung wäre etwa in folgender Weise zu denken: bei Beginn derselben haben sich die Tochterelemente ganz regulär ohne Spaltung in ein Gerüst aufgelöst, dieses hat sich dann, als sollte eine zweite Zellteilung stattfinden, wieder in die einzelnen Elemente kontrahiert, welche nun eine Teilung erleiden: aber die Kernteilung kommt nicht mehr zu stande, sondern die erzeugte doppelte Zahl der Elemente geht von neuem in ein einziges Kerngerüst über. Später hat sich dann der Prozeß vereinfacht, die erste Rekonstruktion wird beseitigt, die Teilung der chromatischen Elemente vollzieht sich direkt an den aus der vorhergehenden Teilung stammenden Tochterelementen.

Endlich mag hier noch eine Beobachtung STRASBURGER's[2]) herangezogen werden. Bei Corydalis cava vermehren sich die Kerne im Wandbeleg des Embryosackes sehr reichlich durch karyokinetische Teilung, es treten jedoch nicht zwischen allen Kernen Scheidewände auf, so daß zunächst mehrkernige Zellen

---

1) l. c.
2) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. 1880. pag. 23.

entstehen, deren Kerne schließlich alle zu einem einzigen verschmelzen.

Wir müssen, wie ich glaube, die einzelnen besprochenen Erscheinungen als Glieder einer Reihe betrachten und haben damit eine ziemlich continuierliche Serie von Rückbildung der Kern- und Zellteilung vor uns. Am wenigsten rudimentär ist der von STRASBURGER erkannte Prozeß: die Kernteilung erfolgt ganz normal, es entstehen zwei typische Tochterkerne, aber diese verschmelzen wieder zu einem einzigen Kern. Bei Thysanozoon und Ascaris megalocephala kommt es nur noch zur Bildung von Tochtersternen oder Tochterplatten, schon von hier aus tritt eine rückschreitende Entwickelung zu einem einzigen ruhenden Kern ein. Bei den Zellen FLEMMING's und CARNOY's endlich vollzieht sich nur noch eine Teilung der chromatischen Elemente, ohne daß der Versuch gemacht würde, die entstehenden Hälften in zwei Gruppen zu sondern.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich eine Vermutung äußern, die sich auf die wichtige Entdeckung WEISMANN's bezieht, daß bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur ein einziger Richtungskörper ausgestoßen wird, während dieselben Eier, sobald sie befruchtet werden, zwei solche Zellen bilden. Ich bin der Überzeugung, daß es sich hier um ganz den gleichen Prozeß handelt, wie bei jenen Ascarideneiern, die nur einen Richtungskörper bilden, daß nämlich auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern zwei aufeinander folgende Teilungen eingeleitet werden, aber nur die eine wirklich zu stande kommt, die andere dagegen, und zwar wohl sicher die zweite, sich im wesentlichen auf die Teilung der chromatischen Elemente beschränkt, welche Rückbildung mehr oder weniger weit ausgebildet sein kann. Vielleicht entsteht, wenigstens in manchen Fällen, noch eine zweite Richtungsspindel mit Tochterplatten, die dann in den Ruhezustand zurückkehrt, oder es erfolgt nur einfach noch eine Teilung der Elemente. Es wäre dann die parthenogenetische Entwickelung nicht so aufzufassen, daß die Bildung des zweiten Richtungskörpers unterbliebe, sondern eher so, daß dieser zwar entsteht, aber im Ei zurückgehalten wird und nun sein Kern mit dem Eikern verschmilzt. Der zweite Richtungskörper würde so gewissermaßen die Rolle des Spermatozoons übernehmen, und man könnte nicht ohne Berechtigung den Satz aussprechen: Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper.

Wir haben oben als einzige Differenz der Richtungskörperbildung von der Karyokinese anderer Zellen das Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Teilungen hervorgehoben. Dabei haben wir jedoch immer nur die eine der beiden aus der Teilung hervorgehenden Zellen im Auge gehabt; die andere, der Richtungskörper ist ganz unberücksichtigt geblieben. Weder in der ersten, noch in der zweiten dieser Zellen kommt es zu einer Kernrekonstruktion; die chromatischen Elemente bleiben so, wie sie aus der Teilung hervorgegangen sind, bestehen, bis sie zu Grunde gehen.

Es fragt sich demnach, ob die ausgestoßenen Elemente von den im Ei zurückbleibenden verschieden sind, oder ob sich ihr abweichendes Verhalten dadurch erklärt, daß sie unter anderen Existenzbedingungen sich befinden als jene. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Frage im letzteren Sinn entschieden werden muß. Denn wir haben gesehen, daß die ausgestoßenen Elemente in allen Fällen, in denen sie abnormerweise im Ei zurückgehalten werden, sich genau in der nämlichen Weise verhalten, wie diejenigen, welche im regulären Verlauf des Prozesses hier verbleiben. Wir wissen, daß, wenn die zwei Tochterelemente der ersten Richtungsspindel, die für den ersten Richtungskörper bestimmt sind, im Ei zurückbleiben, sie alle weiteren Umbildungen bis zum Übergang in das Gerüst des Eikerns in der gleichen Weise erleiden, wie die zwei anderen, normalerweise bevorzugten; wir wissen, daß die beiden Stäbchen des zweiten Richtungskörpers einen „Eikern“ zu liefern im stande sind, der sich von dem normalen in keiner Weise unterscheidet. Wir haben dadurch, wie sich im nächsten Teil noch deutlicher ergeben wird, ein mächtiges Argument gewonnen gegen alle jene Anschauungen, welche die Bildung der Richtungskörper als eine Einrichtung zur Entfernung von Kernmaterial betrachten, welches für die Kopulation der Geschlechtszellen oder für die Embryonalentwickelung hinderlich sei.

Hinsichtlich der achromatischen Kernfigur ist vor allem die Entstehungsweise der Spindel und das völlige Fehlen der Polstrahlung von Bedeutung. Der seit langer Zeit geführte Streit, ob die Kernspindel aus Kern- oder aus Zellsubstanz hervorgeht, konnte für Ascaris megalocephala (Typ. Carnoy) mit voller Sicherheit im ersteren Sinn entschieden werden. Die Spindel entsteht

hier und wahrscheinlich auch bei Ascaris lumbricoides, ausschließlich aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens. Ihre Bildung weicht von dem, was wir an anderen Zellen hierüber wissen, nicht unerheblich ab. Gewöhnlich scheint das Auftreten der zwei Pole das Primäre zu sein; sie sind häufig zu einer Zeit vorhanden (O. HERTWIG, Fol., Mark etc.), wo die Kernstruktur noch keine dizentrische Anordnung erkennen lässt. Erst allmählich nehmen chromatische und achromatische Kernbestandteile eine bestimmte Lagerung zu diesen Punkten an. In unserem Fall verhält es sich anders. Wenn die achromatische Substanz des Keimbläschens ihre Bewegung beginnt, indem sie eine unregelmäßig zackige Gestalt annimmt und eine faserige Differenzierung in ihr deutlich wird, ist von den zwei Polen noch nichts wahrzunehmen und nichts deutet ihre spätere Lage an. Die achromatische Figur erinnert an die unregelmäßigen mehrpoligen Spindeln, wie solche als pathologische Erscheinungen bei den Seeigeleiern von den Brüdern HERTWIG beschrieben und in den Figuren 22, 23 (Taf. V) Fig. 3 (Taf. VI) und anderen abgebildet worden sind. Es scheint mir, daß zwischen diesen beiden Fällen nicht bloß eine oberflächliche Ähnlichkeit, sondern eine fundamentale Übereinstimmung besteht. Der Kern des Seeigeleies besitzt, wie das Keimbläschen von Ascaris, an sich die Fähigkeit, die faserige Differenzierung durchzumachen und sich zu teilen. Allein dieser Prozess ist hier normalerweise mit dem Auftreten zweier körperlicher Pole des Protoplasmas verbunden, die an den Kern herantreten und ihn zwingen, eine d i z e n t r i s c h e Anordnung zwischen ihnen anzunehmen. Wird das Auftreten der Pole unterdrückt, so fehlt eine solche Richtkraft, die Faserung des Kerns wird eine unregelmäßige. Das Gleiche finden wir an dem Keimbläschen von Asc. meg. Allein hier fehlen die richtenden Pole normalerweise. Soll es zu einer regulären Teilung kommen, so muß die Kernsubstanz selbst die Fähigkeit besitzen, eine dizentrische Anordnung zu gewinnen, und dies geschieht hier in der That, indem zwei opponierte Lappen des unregelmäßig gestalteten Körpers über die anderen das Übergewicht gewinnen, wodurch eine typische Teilungsfigur erzeugt wird.

In dem Fehlen jeder sichtbaren Beziehung zur Zellsubstanz scheinen sich die Richtungsspindeln der Ascarideneier von allen Metazoënkernen zu unterscheiden, dagegen an die Kerne von Protozoën (Nebenkerne der Infusorien) sich anzuschließen.

Eine ganz isolierte Stellung nehmen sie darin ein, daß sie

sich vor der Teilung verkürzen und ihre Faserung völlig rückbilden.

Mit den Reifeerscheinungen vieler anderer Eier stimmt die Richtungskörperbildung der untersuchten Ascarideneier in dem Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Teilungen überein; engere Beziehungen scheint dieselbe mit der Eireifung anderer Nematoden aufzuweisen. So wissen wir durch die Untersuchungen von Bütschli[1]), daß an den Richtungsspindeln von Cucullanus elegans die Protoplasmastrahlung fehlt, und auch die eigentümliche Rückbildung der Spindel vor der Teilung findet sich bei ihm gezeichnet und im Text erwähnt.

Über eine größere Zahl anderer Nematoden erstreckt sich die neueste Arbeit Carnoy's[2]).

Wir haben bei Besprechung der Eireifung von Asc. meg. und Asc. lumb. gesehen, wie sehr nach diesem Beobachter die Bildung der Richtungskörper von der gewöhnlichen Karyokinese abweichen soll. Die Anschauungen, die wir bei diesen beiden Arten von ihm kennen gelernt haben, vertritt er auch bei den anderen. Er selbst hat diese gemeinsamen Punkte auf p. 55 und 56 seines Werkes zusammengestellt; ich will diejenigen, welche eine Differenz von der typischen Karyokinese bedingen, hier anführen:

1) (3) Überall fehlt die Wanderung der Elemente zu den Polen der Figur und infolgedessen die Bildung echter Tochterplatten.

2) Überall verschwinden die karyokinetischen Figuren vor der Bildung der Richtungskörper.

3) Wenn auch eine Spaltung der Stäbchen, sei es der Länge, sei es der Quere nach, sich vollzieht, so spielt dieselbe doch bei der Bildung der Richtungskörper selbst keine Rolle; geteilt oder nicht, die Stäbchen wandern, wie sie von Anfang an sind, d. h. sie werden als Ganzes ausgestoßen.

4) Stets finden sich in jedem der beiden Richtungskörper halb so viel Stäbchen, als im Moment seiner Bildung im Ei vorhanden waren. Wir haben soeben gesagt, daß man die Teilung der Elemente, die sich dabei vollziehen kann, nicht berücksichtigen darf; denn sie hat mit der Bildung der Richtungskörper gar nichts zu

---

1) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. Frankf. 1876.
2) La Cellule, tom. III, fasc. I.

thun; jedes Element ist, wenn eine Teilung eintritt, eben durch seine beiden Hälften repräsentiert.

5) Bei den untersuchten Nematoden werden stets drei Viertel der chromatischen Elemente ausgestoßen, ohne daß von den zurückbleibenden Elementen irgend etwas weggenommen worden wäre.

6) Bei allen Arten und für jeden Richtungskörper entsteht ein neues Fasersystem unabhängig vom alten, wenn auch gewisse Bestandteile der verschwundenen Figur an seiner Bildung Anteil nehmen können (fuseau de séparation).

Die Ausstoßuug der Richtungskörper geschieht also durch eine Art direkter Teilung.

Wenn ich darauf hinweise, was wir bei Ascaris meg. und Asc. lumb. konstatiert haben, für welche ja diese sechs Punkte gleichfalls Geltung haben sollen, ja für welche dieselben zum Teil zuerst und am ausführlichsten begründet worden sind, so ergiebt sich, daß für diese beiden Arten in allen Stücken genau das Gegenteil der Fall ist von dem, was CARNOY gefunden hat.

1) In beiden Fällen findet sich eine Wanderung der Tochterelemente zu den Polen der Figur; es entstehen echte Tochterplatten.

2) Die Spindel wird zwar vor der Teilung verkleinert, aber sie verschwindet nicht.

3) Die vorhandenen chromatischen Elemente werden bei der Bildung eines jeden Richtungskörpers halbiert; die Hälfte eines jeden bleibt im Ei, die andere Hälfte geht in den Richtungskörper.

4) Stets finden sich in jedem der beiden Richtungskörper gerade so viel Elemente, als im Moment seiner Bildung im Ei vorhanden waren. Denn die Bildung der Richtungskörper ist stets an eine Halbierung der Elemente geknüpft, jede Hälfte ist von nun an als ein ganzes Element (Tochterelement) zu zählen.

5) Von den chromatischen Elementen des Keimbläschens werden nicht drei Viertel ausgestoßen, sondern von einem jeden der Elemente wird die Hälfte im ersten, von der zurückbleibenden abermals die Hälfte im zweiten Richtungskörper entfernt. Der Eikern enthält also noch ebenso viele Elemente wie das Keimbläschen, nur ist jedes auf ein Viertel seines ursprünglichen Volumens reduziert.

6) Die zwischen den Tochterplatten auftretende Faserung ist

nichts von der alten Figur Unabhängiges; sie ist das nämliche, was wir von jeder Karyokinese unter dem Namen der „Verbindungsfasern“ kennen.

Die Bildung der Richtungskörper ist also eine typische karyokinetische Zellteilung.

Die Richtigkeit dieser Behauptungen und den Irrtum CARNOY's glaube ich für die beiden von mir untersuchten Arten zur Genüge nachgewiesen zu haben. Der Schluß, daß CARNOY auch in den anderen Fällen einer Täuschung anheimgefallen sei, dürfte demnach kaum zu kühn sein. Da wir seinen Hauptirrtum, durch den die anderen bedingt sind, in der Annahme einer völligen Rückbildung der Spindel vor der Teilung gefunden haben, so besitzen wir einen Anhaltspunkt, in welcher Weise bei einer Umdeutung seiner Bilder vorzugehen ist.

Seine Figuren in allen Fällen zu einer regulären karyokinetischen Teilung aneinander zu reihen, bin ich nicht imstande; allein dies wäre auch bei Asc. meg. und Asc. lumb. ohne eigene Untersuchungen nicht möglich gewesen. Es fehlen eben der Zeichnung eines Präparats meistens die Kennzeichen, nach denen dasselbe als gut konserviert und normal zu betrachten ist oder nicht, mögen diese Kennzeichen auch am Präparat selbst aufs deutlichste ausgeprägt sein. Im allgemeinen aber läßt sich doch ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Unrichtigkeit der CARNOY'schen Angaben führen.

Von den sieben behandelten Arten schließen sich die fünf, welche ich nicht kenne, mehr oder weniger an Ascaris megalocephala an. So aufs innigste Filaroides mustelarum, dessen Spindeln mit den zwei vierteiligen chromatischen Elementen (Fig. 176 und 178, Taf. VI) von denen der Ascaris megalocephala nicht zu unterscheiden sind. Hier kann an einer Übereinstimmung des Vorgangs kein Zweifel sein. Das Gleiche gilt für die nicht bestimmte Ascaris des Hundes. Auch hier handelt es sich um zwei vierteilige Elemente, die in CARNOY's Figur 132 durch schlechte Konservierung oder Quetschung in ihre Unterabteilungen zerfallen sind. Diese zeigen ganz ähnlich, wie ich es für Ascaris megalocephala beschrieben habe, abwechselnd stärker und schwächer färbbare Zonen.

Stadien, die für die Art der Teilung beweisend wären, giebt CARNOY von dieser Art nicht.

Ohne Schwierigkeit lassen sich ferner die Bilder von Ophiostomum mucronatum, welches Objekt Carnoy die besten Präparate geliefert zu haben scheint, auf die Verhältnisse von Ascaris megalocephala zurückführen. Die erste Spindel enthält in der Äquatorialebene, auf einer Kreisperipherie verteilt, sechs Elemente, Stäbchen, welche, der Spindelachse parallel gerichtet, mit der größten Deutlichkeit eine Querteilung angedeutet zeigen, zugleich aber auch eine Längsteilung, indem in jeder Hälfte eine zweite Spaltung vorbereitet ist (Fig. 186). Jedes Element weist also eine Vierteilung auf, gerade wie bei Ascaris megalocephala, nur mit dem Unterschied, daß bei der letzteren Art das Element durch beide Teilungsebenen in äußerlich gleichartige Stücke zerlegt wird, während bei Ophiostomum, je nachdem man durch die eine oder durch die andere Ebene die Halbierung vornähme, verschieden geformte Stücke entständen. In der ersten Richtungsspindel nun wird die vorbereitete quere Teilung vollzogen, jede Hälfte wandert zu einem anderen Pol der verkürzten Spindel. Fig. 187 zeigt eine solche zur optischen Achse des Mikroskops schräg gestellte Figur mit zwei Tochterplatten, die wegen der Verkürzung nicht kreisförmig, sondern mehr oval erscheinen. Im Ei bleiben, nachdem die äußere Tochterplatte im ersten Richtungskörper abgetrennt ist (Fig. 188), sechs Elemente zurück, in denen die schon früher vorhandene Längsspaltung immer deutlicher hervortritt (Fig. 188, 189). Nun vollzieht sich derselbe Prozeß, den wir bei Ascaris meg. (Typus van Beneden) kennen gelernt haben. Die beiden Hälften eines jeden Stäbchens weichen an dem einen Ende auseinander, während sie mit dem andern in Zusammenhang bleiben (Fig. 190), die beiden Schenkel strecken sich zu einer Geraden und treten so in die zweite Richtungsspindel ein (Fig. 191); hier verkürzt und verdickt sich jede Hälfte mehr und mehr (Fig. 192, 194), bis sie zu einem Korn geworden ist, das nun mit seinem Schwesterkorn den Eindruck eines in Querteilung begriffenen Stäbchens hervorruft (Fig. 195). Carnoy selbst hat an eine solche Interpretation seiner Figuren gedacht, verwirft dieselbe aber auf Grund der Figg. 188, 189 und 190, weil nach seiner Anschauung in den beiden ersten die zwei Hälften sich völlig voneinander getrennt haben, der Kern der letzteren aber ganz und gar einem ruhenden Kern gleiche. Ich kann diese Einwürfe nicht als schlagend anerkennen. In den Fig. 188 und 189 ist die Längsspaltung nicht vollzogen, wie sich daraus ergiebt, daß je zwei Hälften einander parallel liegen; sie stehen eben noch durch ein achro-

matisches Mittelstück miteinander in Verbindung. Was aber die Fig. 190 betrifft, so meine ich, daß der von mir angenommene Prozeß in gewissen Stadien sehr wohl ein solches Bild hervorrufen kann, wie dieser Kern es repräsentiert, und das in der That mit dem Gerüst des ruhenden Kerns eine gewisse Ähnlichkeit aufweist.

Die Bildung des zweiten Richtungskörpers erfolgt nun gleichfalls ganz regulär, von jedem Element wird jede Hälfte zu einem anderen Pol geführt (Fig. 198' u. 198). Die Figuren 195 und 197 zeigen entsprechende Stadien annähernd vom Pol. Merkwürdig ist, daß an diesen Tochterelementen sofort, ja selbst wenn sie noch mit ihren Partnern in Zusammenhang stehen, abermals eine Längsspaltung auftritt (Fig. 195, 196 etc.). Man könnte vermuten, daß damit die Längsspaltung vorbereitet wird, die in der ersten Furchungsspindel zum Vollzug kommt, in der sich nach Carnoy 12 Elemente finden. Allein vorher soll eine völlige Trennung der Schwesterfäden und eine Kernrekonstruktion eintreten. Die Spaltung gehört also zu jenen Fällen, für die ich es wahrscheinlich zu machen gesucht habe, daß eine frühere Kern- und Zellteilung bis auf die Teilung der chromatischen Elemente rückgebildet worden ist.

Es blieben uns jetzt nur noch Spiroptera strumosa und Coronilla (sp.?) übrig, von denen die Figuren nicht direkt umgedeutet werden können. Allein ihre Mannigfaltigkeit spricht sehr dafür, daß es sich um schlecht konservierte Präparate handelt. Einzelne Bilder von beiden Arten zeigen überdies eine entschiedene Ähnlichkeit mit denen von Ascaris megalocephala, was auch Carnoy hervorhebt, und so wird man wohl annehmen dürfen, daß der Prozeß in derselben Weise wie bei diesem Wurm verläuft.

Nachschrift.

Nachdem die vorstehende Arbeit fertig niedergeschrieben und der philosophischen Fakultät der Universität München als Habilitationsschrift eingereicht worden war, erschienen zwei Arbeiten, die sich auf den hier behandelten Gegenstand beziehen, die eine von O. ZACHARIAS[1]) über Reifung und Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, die zweite von CARNOY[2]), welche unter anderem eine neue Darstellung der Richtungskörperbildung von Ascaris lumbricoides enthält.

ZACHARIAS spricht, wie ich, den Verdacht aus, daß die bisher zur Härtung der Ascariden-Eier angewandten Reagentien pathologische Erscheinungen verursachen, und behandelt, um diese Fehlerquelle zu vermeiden, die Eier mit einer Säuremischung, durch welche dieselben in 25 bis 30 Minuten fixiert werden. Die Zusammensetzung dieser Konservierungsflüssigkeit ist vor der Hand Geheimnis, worüber wir uns jedoch trösten können, indem dieselbe so wenig, wie die bis jetzt benutzten, imstande ist, krankhafte Veränderungen der Eier auszuschließen.

ZACHARIAS hat, vielleicht mit einer einzigen Ausnahme, Eier nach dem Typus CARNOY, also mit zwei chromatischen Elementen, vor sich gehabt. Alle seine Zeichnungen lassen die Elemente von den Enden erkennen, ihre vier Unterabteilungen somit als zu einem Quadrat aneinandergelegte, kugelige Körner. Doch läßt sich aus dem Text entnehmen, daß an den Präparaten von ZACHARIAS zum Teil die eigentümliche perlschnurartige Gliederung, die aus meinen Zeichnungen zu ersehen ist, gleichfalls vorhanden war.

1) ZACHARIAS, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. Archiv f. mikr. An., Bd. 30.

2) CARNOY, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, tom. III, fasc. 2.

Auf Seite 127 heißt es: „Die betreffenden Chromatingruppen bestehen dann nicht mehr, wie früher, aus je vier einzelnen Kugeln, sondern aus je vier Kugelreihen, deren einzelne Elemente zum Teil miteinander verschmolzen sind. In guten Präparaten machen die so entstandenen Stäbchen daher den Eindruck, als seien sie eingekerbt.“ Die Verbindung der vier Stäbchen miteinander durch chromatische Fädchen ist dagegen weder erwähnt, noch gezeichnet.

Die Bildung des ersten Richtungskörpers hat Zacharias richtig erkannt. Die an die Oberfläche gerückte Spindel steht mit ihrer Achse in einem Eiradius, die beiden Elemente sind so in derselben angeordnet, daß von jedem zwei Stäbchen nach außen, zwei nach innen von der Aquatorialebene zu liegen kommen. Die ersteren rücken gegen den äußeren Pol und werden im ersten Richtungskörper abgetrennt, die letzteren bleiben im Ei. Damit ist die eine von van Beneden und Carnoy bestrittene Erscheinung, welche vorhanden sein muß, wenn der Vorgang als Karyokinese gelten soll — die Wanderung der Tochterelemente zu den Polen der Spindel — bewiesen. Den zweiten Nachweis dagegen, welcher erforderlich ist, um die vollkommene Übereinstimmung mit der typischen Karyokinese zu begründen, den Nachweis der völligen Homologie der beiden vierteiligen Chromatingruppen des Keimbläschens mit den chromatischen Elementen aller bekannten Mitosen hat Zacharias nicht erbracht.

Die achromatische Figur zeichnet er nur im Anfangsstadium als ein Ganzes (Fig. 2 *f*, Taf. VIII), später besitzt jedes chromatische Element seine eigene Hälfte, wie in den Figuren Carnoy's. Ich habe oben die gespaltenen Spindeln als pathologisch bezeichnet, da ich sie an Eiern, die durch Hitze abgetötet waren, nie beobachtet habe; ich halte diese Ansicht auch jetzt noch aufrecht. Eine leichte Zweiteilung der Figur, dadurch bedingt, daß mehr und stärkere Fasern zu den chromatischen Elementen ziehen, kommt normalerweise vor, die wirkliche Spaltung, überdies mit divergierenden Hälften, wie Zacharias dies in Fig. 2 (Taf. IX) abbildet, ist krankhaft. Seine Konservierungsmethode ist eben keineswegs imstande, die Eier so rasch abzutöten, daß sich nicht vorher pathologische Prozesse in denselben abspielen können.

Dies zeigt sich mit voller Evidenz bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers, welche durch die von Zacharias gegebenen Abbildungen nicht aufgeklärt wird. Ein Anfangsstadium, etwa meinen Figuren 33 und 34 (Taf. II) entsprechend, ist in Fig. 7 (Taf. IX) dargestellt, Fig. 8 zeigt ein pathologisches Bild mit

divergierenden Spindelhälften, und daran wird ein vollkommen krankhaftes angereiht (Fig. 9), ähnlich manchen Figuren van Beneden's, deren Entstehung man sich nicht erklären kann. Die nächste Figur (10), welche der Ausstoßung unmittelbar vorhergehen soll, repräsentiert, nach der Lage der chromatischen Elemente zu schließen, ein Stadium, in welchem die Bildung der zweiten Richtungsspindel eben erst beginnt, und wäre sonach zwischen die Figuren 5 und 7 einzureihen. Fig. 11 zeigt die beiden Elemente nach vollzogener Drehung, von der Spindel ist nichts zu erkennen. Bilder vom Auseinanderweichen der Tochterelemente und von der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bekommen wir nicht zu sehen. Die Zusammengehörigkeit von je zwei Stäbchen zu einem Element hat Zacharias nicht erkannt. Für ihn existieren vier selbständige Elemente (pag. 152), zwei derselben werden ausgestoßen, zwei bleiben im Ei. Somit sind die zwei charakteristischen Phänomene der typischen indirekten Teilung: Spaltung der chromatischen Elemente in die Tochterelemente und Wanderung dieser zu den Polen, von Zacharias für die zweite Spindel nicht nachgewiesen worden.

In Fig. 12 (Taf. IX) bildet Zacharias ein Präparat ab, in welchem, seiner Ansicht nach, der erste Richtungskörper dem Ei noch aufsitzt zu einer Zeit, wo bereits die innere Perivitellinschicht vollkommen ausgeschieden ist. Ich glaube, daß dieses Ei dem von mir beschriebenen abnormen Entwickelungsgang angehört, bei dem nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird, daß demnach die Fig. 12 von Zacharias ein etwas früheres Stadium darstellt als meine Fig. 52 (Taf. II).

Zacharias bringt in seiner Arbeit zwei neue Termini in Vorschlag. Auf den einen derselben, die Bezeichnung „Mitoblast“, werde ich in einer späteren Arbeit zu sprechen kommen, dagegen möchte ich den Begriff des „germinativen Dualismus“ schon hier etwas näher beleuchten. Zacharias bezeichnet denselben als „eine der auffälligsten Erscheinungen auf dem Gebiete biologischer Erfahrung.“ „Die frühe Spaltung (pag. 128) einer kleinen linsenförmigen Anhäufung von Chromatinsubstanz in zwei getrennte Hälften giebt Anlaß zur Bildung zweier separater Richtungsspindeln, deren jede die gleiche Anzahl von Chromatinstäbchen enthält. Es erfolgt weiterhin die Ausstoßung des ersten und zweiten Richtungskörpers und selbst in diesen Auswürflingen macht sich der Dualismus noch geltend, insofern sich dieselben häufig in der Mitte einschnüren und in zwei Teile zu zerfallen

streben. Diesen Vorspielen entsprechend findet nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers auch eine Doppelbefruchtung statt, indem sich je eine von den im Ei zurückbleibenden Chromatinportionen (weiblicher Provenienz) sofort mit dem Chromatin des Samenkörperchens verbindet, welches sich inzwischen ebenfalls halbiert hat . . . . Hierauf bilden sich naturgemäß zwei Furchungskerne, die aber funktionell nur die Bedeutung eines einzigen haben .... Diese beiden Furchungskerne hat man in vollständiger Verkennung ihrer wahren Natur bisher für Pronuclei gehalten."

Der „germinative Dualismus" käme demnach sowohl in den Erscheinungen der Reifung, als auch in denen der Befruchtung zum Ausdruck. Wir müssen beiderlei Phänomene gesondert betrachten, da die „Zweiheit" bei den ersteren eine andere Erklärung fordert als die der letzteren. Der „Dualismus" in der Richtungskörperbildung hat lediglich darin seinen Grund, daß das Keimbläschen von Ascaris meg. (Typ. Carnoy) und damit auch die erste und zweite Richtungsspindel zwei chromatische Elemente enthält, wie wir in den Eiern des Typus van Beneden ein einziges, in denen von Ascaris lumb. 24, in anderen Eiern wieder andere Zahlen finden. Die Zweizahl ist also eine ganz zufällige, unwesentliche Eigentümlichkeit der von Zacharias untersuchten Eier; wollten wir in derselben eine tiefere Bedeutung, einen „Dualismus" erkennen, so müßten wir konsequenterweise in anderen Fällen von einem germinativen Monismus, einer germinativen Vierundzwanzigheit u. s. w. sprechen. Die zwei separaten Richtungsspindeln, in denen der Dualismus weiterhin sich ausprägen soll, sind, wie ich in meiner Arbeit hinlänglich bewiesen zu haben glaube, durch krankhafte Spaltung einer normalen einheitlichen Figur bedingt.

Ist demnach der „germinative Dualismus", soweit er die Reifeerscheinungen betrifft, nichts anderes als eine zum Gesetz erhobene zufällige Eigenschaft gewisser Eier, so scheint er mir hinsichtlich der Befruchtung überhaupt jeder thatsächlichen Grundlage zu entbehren. In einem Vortrag, den ich am 3. Mai in der Gesellschaft für Morph. u. Phys. dahier gehalten habe, konnte ich die Entdeckung van Beneden's, daß im Ei von Ascaris megalocephala Ei- und Spermakern meist erst zu einer Zeit, wo sie nur noch durch je zwei Chromatinschleifen repräsentiert werden, zur Vereinigung gelangen, auch an Eiern, die durch Hitze abgetötet waren, vollkommen bestätigen. Nach dem Erscheinen der Ab-

handlung von ZACHARIAS habe ich meine Präparate einer erneuten sorgfältigen Prüfung unterzogen, ohne daß ich das Geringste hätte entdecken können, was sich im Sinne seiner Doppelbefruchtung deuten ließe. In meinen Eiern, wie in denen VAN BENEDEN's, sind die beiden fraglichen Kerne im Beginn ihrer Ausbildung stets so beträchtlich voneinander entfernt, daß von jener Umgruppierung, die ZACHARIAS verlangt, keine Rede sein kann; die beiden Kerne sind ohne Zweifel, wie überall, als Ei- und Spermakern zu betrachten. ZACHARIAS erkennt zwar an, daß neben seiner Doppelbefruchtung auch der gewöhnliche Modus vorkommt, wonach sich zwei typische Vorkerne bilden; allein er behauptet, daß in diesen Fällen stets eine Verschmelzung derselben im Ruhezustand eintreten müsse.

Diese Behauptung wird durch meine Befunde im höchsten Grade unwahrscheinlich. Wenn ich an allen Eiern eines Wurmes, welche eine Entscheidung zulassen, die Entstehung von Vorkernen konstatieren konnte, und wenn alle Eier späterer Stadien eine selbständige Weiterentwicklung ihrer beiden Kerne erkennen ließen, so ist es doch nahezu sicher, daß wir es auch in diesen letzteren Eiern mit Vorkernen zu thun haben. Ist aber dieses Argument nicht vollgültig, da man eben Ei- und Spermakern von den angeblichen halben Furchungskernen ZACHARIAS' nicht unterscheiden kann, so läßt sich ein ganz sicherer Nachweis an jenen Eiern führen, welche nur einen Richtungskörper gebildet haben, und in denen der Eikern aus vier Elementen entsteht (Fig. 52, Taf. II), während der Spermakern, wie immer, deren nur zwei enthält. Hier läßt sich demnach auch noch auf späteren Stadien erkennen, daß nicht zwei halbe Furchungskerne, sondern zwei Vorkerne vorhanden sind. Und auch diese bilden sich, wie ich demnächst ausführlicher zeigen werde, zunächst selbständig weiter, indem aus dem einen vier, aus dem anderen zwei Schleifen hervorgehen.

Nun scheinen mir aber die Verhältnisse durchaus nicht so zu liegen, daß der Befruchtungsprozeß, wie ihn VAN BENEDEN uns kennen gelehrt hat, gegen die Darstellung von ZACHARIAS verteidigt werden muß, sondern umgekehrt, daß dieser Forscher erst seine Angaben zu beweisen hat, wenn sie acceptiert werden sollen. Wer die Arbeit von ZACHARIAS kennt, der wird wohl mit mir der Ansicht sein, daß der von ihm behauptete Befruchtungsprozeß zwar nicht unmöglich ist, also ausnahmsweise vorkommen kann, daß aber bis jetzt nicht der leiseste Schatten eines Beweises für den-

selben vorliegt. In Fig. 13 (Taf. IX) sehen wir einen einheitlichen ersten Furchungskern in Bildung begriffen; es ist durchaus kein Grund zu der Annahme vorhanden, daß sich dieser in zwei Halbkerne spalten soll, die ja schließlich doch wieder zur Vereinigung gelangen müßten. Vielmehr schließt sich an dieses Stadium wohl am einfachsten das in Fig. 17 abgebildete an. Die Fig. 14, welche die beiden halben Furchungskerne demonstrieren soll, zeigt nichts weiter als zwei Kerne, über deren Entstehung sich nichts aussagen läßt; es liegt kein Hindernis vor, dieselben als Ei- und Spermakern anzusprechen. Auf diese beiden Bilder aber ist die Lehre vom Dualismus der Befruchtung gegründet.

In Carnoy's neuestem Werke finden wir die Angaben, die er früher über die Richtungskörperbildung von Ascaris lumbricoides gemacht hat und die ich oben kritisiert habe, zwar nicht ausdrücklich, aber doch durch die Beschreibung, die er jetzt giebt, fast Punkt für Punkt zurückgenommen. Wie für die anderen Nematoden, so sollten ja auch für Ascaris lumb. die auf Seite 55 ff. [1]) zusammengestellten gemeinsamen Punkte Geltung haben, von denen ich diejenigen, welche einen Unterschied von der typischen Karyokinese bedingen würden, oben angeführt habe. In der jetzt vorliegenden Beschreibung hat Carnoy sowohl seine frühere irrtümliche Zahlenangabe (ungefähr ein Dutzend) korrigiert, als auch die Halbierung der Elemente bei jeder Teilung zur Bildung der Tochterelemente anerkannt. „Von jedem Element (pag. 242) werden drei Viertel entfernt, ein Viertel geht in den Eikern über.“ Diese Resultate, welche in gleicher Weise für Ascaris clavata konstatiert wurden, involvieren eine reguläre Karyokinese.

Die Differenzen, die zwischen diesen neuen Angaben Carnoy's und meinen Befunden noch bestehen, bespreche ich am einfachsten im Anschluß an eine Anmerkung (pag. 261) in welcher Carnoy meine vorläufige Mitteilung diskutiert. Meine Angabe, daß 24 oder 25 Stäbchen vorhanden seien, begleitet er mit der Bemerkung: nous ne connaissons pas de figures avec un nombre impair d'éléments.“ Solche Figuren habe ich jetzt in den Eiern des van Beneden'schen Typus, welche nur ein einziges Element enthalten, nachgewiesen. Auch habe ich über die zweite Richtungsfigur nicht geschwiegen, wenn ich sage, daß sie sich wie die ausführlich beschriebene erste verhält.

1) La Cellule, tom. III, fasc. 1.

In 2) heißt es: „A l'équateur, B. n'a mentionné que la division transversale; il ne parle pas de l'espace hyalin qui traverse les bâtonnets et qui, d'après nous, es l'indice d'une seconde division longitudinale incomplète". In der That, von dieser angedeuteten Teilung der Tochterelemente habe ich bei Ascaris lumbricoides nichts wahrgenommen, sei es, daß sie an meinen Eiern fehlt, sei es, daß meine Konservierung sie zum Verschwinden brachte oder die Kleinheit der Elemente dieses Detail nicht erkennen ließ. Auch an den Präparaten Carnoy's ist dasselbe ja nicht immer, und bald mehr, bald weniger deutlich ausgeprägt. Die Bedeutung dieser angedeuteten Teilung kann nach dem, was wir von Ascaris meg. kennen gelernt haben, nicht zweifelhaft sein; wir haben darin die Vorbereitung jener Spaltung zu erblicken, welche in der zweiten Spindel wirklich zur Ausführung kommen soll. Diese Teilung kann zu sehr verschiedenen Zeiten eingeleitet werden; an meinen Eiern von Ascaris lumb. sehe ich sie erst in der Äquatorialplatte der zweiten Spindel beginnen (Fig. 22 u. 23, Taf. IV), bei Carnoy ist sie häufig schon in der Äquatorialplatte der ersten Spindel angedeutet, bei Ascaris meg. endlich sehen wir sie schon vorbereitet, lange ehe die erste Spindel zur Ausbildung gelangt. Eine solche Interpretation seiner Figuren von Asc. lumb. hält auch Carnoy für möglich (pag. 273).

3) „D'après B. le retour vers les pôles serait d'une régularité mathématique, sans doute comme dans nos figures 29, 30 et 50. Pour nous, ce n'est là qu'un cas particulier, et qui nous a paru assez rare, de l'ascension polaire. Deux autres cas peuvent en effet se présenter: a) l'ascension est souvent irrégulière et désordonnée, fig. 42 L; b) elle peut faire défaut, fig. 13 L^2, parce que la figure revient sur elle-même, et finit par enserrer la couronne équatoriale demeurée immobile".

Dem gegenüber muß ich betonen, daß die Art, wie ich die Bildung und Trennung der Tochterplatten beschrieben habe, nicht ein Spezialfall ist, sondern der einzige. Er ist in der That selten, nicht aber, weil daneben noch andere Modi existieren, sondern weil die in Rede stehenden Stadien infolge der Raschheit, mit der sie vorübergehen, im Vergleich zu allen anderen sehr selten angetroffen werden. Dies gilt ja nicht nur für die Richtungsspindeln von Ascaris lumb., sondern auch für viele andere Zellteilungen, vielleicht für alle. Ich verweise nur auf die Angaben, welche Flemming auf Seite 231 seines Zellenbuches über die Metakinese (denn

diese entspricht ja dem Auseinanderweichen unserer Tochterplatten) macht.

Carnoy's unregelmäßige Wanderung der Tochterelemente zu den Polen beruht auf einer irrigen Interpretation von Figuren, welche dem Stadium der Äquatorialplatte vorausgehen. Seine Fig. 3, 4, 42 *L.*, 43 *L.* etc. sind in dieser Weise zu deuten; die Elemente sind erst im Begriff, sich zur Äquatorialplatte zu ordnen. Man hat bisher noch viel zu wenig Gewicht auf eine sehr auffallende Erscheinung gelegt, obgleich dieselbe sich ganz allgemein beobachten läßt. Besitzen nämlich die Tochterelemente die Form von Körnern oder kurzen Stäbchen, so liegen diejenigen, welche dem gleichen Pol sich nähern, entweder in einer Ebene, oder in einer, sei es konvex, sei es konkav zum Pol gekrümmten Fläche; besitzen sie die Form von Fäden, so sind wenigstens die Fadenwinkel in einer solchen regelmäßigen Fläche angeordnet. Ich könnte für dieses Verhalten, das mit der Teilungsmechanik im engsten Zusammenhang steht, Bilder aus allen Werken, die sich mit Zellteilung beschäftigen, anführen. Dasselbe ist so charakteristisch, daß es geradezu als Kriterium dienen kann, um die Frage, ob eine Figur dem Stadium der Äquatorialplatte vorausgeht oder nachfolgt, zu entscheiden. Carnoy hat diesen Punkt in seinen Arbeiten ganz unberücksichtigt gelassen und ist so auch in seinem Arthropodenwerk zu falschen Schlüssen geführt worden, wie ich in einer folgenden Mitteilung ausführlicher erörtern werde.

Man könnte einwenden, die Frage sei im vorliegenden Fall, wo es sich um konstante Zahlenverhältnisse handelt und eine genaue Zahlenbestimmung möglich ist, sehr einfach zu entscheiden. Bei Ascaris lumbricoides und clavata finden sich 24 Stäbchen; jedes Stadium, welches statt dieser Zahl 48 enthält, müßte demnach dem der Äquatorialplatte nachfolgen und sich auf das Auseinanderweichen der Tochterelemente beziehen. Allein die Frage ist eben, ob die Zahl 24 wirklich konstant ist, und das scheint mir für die beiden Ascariden verneint werden zu müssen. Wir haben bei Ascaris megalocephala gesehen, daß es Eier giebt, die ein Element, und andere, die zwei Elemente enthalten, also das Doppelte. Wir haben ferner, gleichsam unter unseren Augen, diese Zahl sich abermals verdoppeln sehen, in jenen Eiern, welche nur einen einzigen Richtungskörper bilden.

Ganz analog finden sich, wie ich den Abbildungen Carnoy's entnehme, bei Ascaris lumb. und clav. Eier mit 24 Elementen (ich habe ausschließlich solche gesehen), aber auch solche mit der

doppelten, ja sogar, wie Fig. 27 lehrt, mit der vierfachen Anzahl. Wir wissen, wie eine solche Verdoppelung zu stande kommen kann; dann nämlich, wenn eine sonst zum Vollzug gelangende Kern- und Zellteilung sich bis auf die Halbierung der chromatischen Elemente rückbildet. Die Fig. 3, 4, 46, 48, 42 *L*, 43 *L* repräsentieren demnach Stadien v o r der fertigen Äquatorialplatte von Eiern mit 48 Elementen. Fig. 47 zeigt uns eine Aquatorialplatte mit dieser Zahl von Stäbchen vom Pol, Fig. 52 eine schräg gestellte Spindel mit Tochterplatten, deren jede 48 Elemente enthält. Wir haben damit eine ganz kontinuierliche Serie zusammengehöriger Bilder vor uns. Es bliebe nun noch die Fig. 27 übrig, welche ungefähr 96 Elemente aufweist, und zwar, wie die unregelmäßige Verteilung derselben in der Spindel lehrt, 96 M u t t e r - e l e m e n t e. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, daß sich diese Figur zu denen mit 48 Elementen ebenso verhält, wie die abnormen Richtungsspindeln mit 4 Elementen, die ich von Ascaris mey. (Typ. Carnoy) beschrieben habe, zu den dort regulären Figuren mit nur zwei Elementen, daß also in diesem Fall bei Ascaris clavata die Bildung des ersten Richtungskörpers nicht zur Ausführung gelangt ist, sondern auch die sonst ausgestoßenen 48 Tochterelemente im Ei verblieben sind und nun mit den 48 übrigen in einer zweiten Spindel als Mutterelemente fungieren.

Endlich kann nach Carnoy das Auseinanderweichen der Tochterplatten ganz unterbleiben. Er verweist dabei auf seine Fig. 13 L^2, obgleich er auf Seite 261 sagt: „Quant aux images analogues à celle de la fig. 13 L^2, nous n' avons pu déterminer leur sort ultérieur avec certitude“. Offenbar schließt sich an dieses Bild ein solches an, wie es in Fig. 51 wiedergegeben ist, ganz entsprechend meinen Figuren 14 und 15, wo zwei parallele Tochterplatten sich voneinander entfernen.

4) „Tous les phénomènes de la dislocation ou de la résolution de la figure cinétique ont échappe à B . . Dáprès nos observations réitérées sur les Ascaris lomb. et clav., ainsi que sur les autres nématodes, la figure cinétique disparait morphologiquement, dans un très-grand nombre de cas, avant la formation du globule luimême.“

Über die von Carnoy behauptete völlige Rückbildung der Spindel v o r der Teilung habe ich mich schon bei der Beurteilung seiner Befunde an Ascaris meg. ausgesprochen; ich wiederhole hier, daß nach meinen Untersuchungen die „große Zahl von Fällen“, welche diese Erscheinung beweisen sollen, durch schlechte

Konservierung bedingt sind. Die achromatische Figur verkürzt sich oft sehr beträchtlich und kann ihre Faserung völlig verlieren; aber sie bleibt stets in scharfer Abgrenzung gegen die Zellsubstanz bestehen. Die Verbindungsfasern (fuseau de séparation), die zwischen den sich voneinander entfernenden Tochterplatten auftreten, entsprechen demnach vollkommen den Verbindungsfasern aller übrigen Mitosen. Nach der Frage zu schließen: „Boveri est-il bien sûr qu'il n'a pas pris le fuseau de séparation pour le fuseau originel?" scheint Carnoy der Meinung zu sein, daß ich die Verbindungsfasern für identisch mit den ursprünglichen Spindelfasern halte. Dies ist durchaus nicht der Fall; im Gegenteil, ich betrachte nicht nur in den Richtungsspindeln der Ascariden-Eier, sondern ganz allgemein die Verbindungsfasern als eine Neubildung, worüber ich demnächst an günstigeren Objekten ausführlicher handeln werde.

Ich glaube, man darf nach dieser neuesten Arbeit Carnoy's noch bestimmter, als ich es schon gethan habe, den Satz aussprechen, daß sich die Richtungskörperbildung der Nematodeneier vollkommen unter das Schema der Karyokinese einreihen läßt.

Carnoy unterscheidet jetzt drei Typen (pag. 239); der erste enthält Ascaris megalocephala, Spiroptera strumosa, Filaroides mustelarum, Coronilla (sp.?) und die Ascaris des Hundes, der zweite Ophiostomum mucronatum und Ascaris clavata, der dritte Ascaris lumbricoides. Wir haben gesehen, daß der durch Ascaris meg. repräsentierte Modus als typische Karyokinese zu betrachten ist; das Gleiche wissen wir von Ascaris lumb. und clav., für die ja Carnoy nunmehr selbst die charakteristischen Phänomene der Karyokinese zugiebt. Indem er Ophiostomum mucronatum, bei welchem Wurm nach seiner früheren Beschreibung ein vom typischen sehr abweichender Verlauf zu konstatieren wäre, jetzt mit Ascaris clavata zusammenstellt, scheint er die Interpretation seiner darauf bezüglichen Figuren, die ich oben gegeben habe, auch seinerseits als die richtige erkannt zu haben, wenn er auch seine früheren irrtümlichen Angaben nicht zurücknimmt.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind bei Anwendung von $\frac{1}{18}$ homog. Immersion, Oc. 2 von Zeiß gezeichnet, mit Ausnahme der Fig. 1—6, Taf. I und 54—56, Taf. II, für welche Oc. 1 benutzt wurde.

Tafel I.

Alle Figuren von *Ascaris meg.* (Typ. Carnoy).

Fig. 1—6. Eier in verschiedenen Stadien der Richtungskörperbildung, um die Veränderungen der Zellsubstanz zu zeigen.

Fig. 7. Kopulation der Sexualzellen.

Fig. 8—12. Umbildung des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel. In Fig. 10, 11, 12 zeigt *b* den gleichen Kern wie *a*, um 90° gedreht.

Fig. 13 *a*, *b*. Zwei chromatische Elemente mit divergierenden Hälften.

Fig. 14. Ausgebildete erste Spindel im Profil.

Fig. 15. Desgleichen im optischen Äquatorialschnitt.

Fig. 16. Erste Spindel schief zur Eioberfläche.

Fig. 17—24. Bildung des ersten Richtungskörpers bei radialer Stellung der Spindel,

Fig. 25 und 26. bei schiefer Stellung der Spindel, anschließend an Fig. 16,

Fig. 27. bei querer Stellung der Spindel (?); in *b* sieht man auf das in *a* gezeichnete Ei in der Richtung des hier angegebenen Pfeiles.

Fig. 28—31. Ablösung des ersten Richtungskörpers unter gleichzeitiger Bildung der zweiten Perivitellinschicht.

Tafel II.

Alle Figuren von *Ascaris meg.* (Typ. Carnoy).

Fig. 32 *a*. Der im Ei verbliebene Teil der ersten Richtungsspindel, *b* der zugehörige erste Richtungskörper.

Fig. 33—38. Bildung der zweiten Richtungsspindel und Drehung der chromatischen Elemente.

Fig. 39. Ausgebildete zweite Spindel; die Achsen der beiden Elemente parallel.

Fig. 40. Desgleichen; die Achsen der Elemente senkrecht zu einander.

Fig. 41—45. Bildung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 46. Ei- und Spermakern.
Fig. 47—52. Verschiedene Stadien eines abnormen Entwicklungsganges, bei welchem nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird. Fig. 47. Quergestellte erste Spindel;
Fig. 48 und 49. Die beiden Tochterplatten bleiben im Ei;
Fig. 50 und 51. Die zweite Spindel enthält demnach 4 Elemente;
Fig. 52. Der Eikern besteht aus 4 Stäbchen.
Fig. 53. Von dem einen der 2 Doppelstäbchen des ersten Richtungskörpers ist die eine Hälfte (x) abnormerweise im Ei zurückgeblieben.
Fig. 54. Der zweite Richtungskörper ist im Ei zurückgeblieben und hat einem zweiten Eikern Entstehung gegeben.
Fig. 55. Der zweite Richtungskörper enthält nur ein Element; das andere ist im Ei zurückgeblieben und hat hier einen kleinen Kern neben dem Eikern gebildet.
Fig. 56. Anstatt einen zweiten Richtungskörper zu bilden, hat sich das Ei in zwei gleich große Tochterzellen (reife Eier) geteilt, von denen die untere das Spermatozoon enthält. Die Kernvakuolen von Ei- und Spermakern sind in pathologischer Weise neben den chrom. Elementen entstanden.

Tafel III.

Fig. 1—18 von Ascaris meg. (Typ. van Beneden).
Fig. 19 „ „ „ (Typ. Carnoy).

Fig. 1 *a*, *b*, *c*. Keimbläschen befruchteter Eier.
Fig. 2, 3, 4, 5. Erste Richtungsspindeln im Profil.
Fig. 6 *a*. Erste Spindel im Profil, *b*. dieselbe um 90⁰ gedreht, *c*. vom Pol.
Fig. 7 *a*, *b*, *c*. Wie Fig. 6. Beginn der Spaltung des chromatischen Elements in zwei Tochterelemente.
Fig. 8 *a*. Die Tochterelemente auf dem Wege nach den Polen; *b*. dieselbe Spindel um 90⁰ gedreht.
Fig. 9 *a*. Die Tochterelemente an den Polen; *b*. dieselbe Spindel um 90⁰ gedreht.
Fig. 10. Ei unmittelbar nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers (*Rk*).
Fig. 11. Zweite Richtungsspindel; das chrom. Element im Beginn der Drehung.
Fig. 12 *a*. Zweite Spindel nach vollendeter Drehung des chrom. Elements; *b*. dieselbe Spindel um 90⁰ gedreht.
Fig. 13 und 14. Zweite Spindeln, in denen die beiden Hälften des chrom. Elements sich der Länge nach voneinander losgelöst haben und nur an dem einen Ende noch in Zusammenhang stehen.
Fig. 15 *a*. Die beiden Tochterelemente auseinanderweichend, anschließend an Fig. 12 *a*.—*b*. dieselbe Spindel um 90⁰ gedreht.
Fig. 16. Abtrennung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 17. Ei- und Spermakern.

Fig. 18. Pathologische Längsspaltung der ersten Spindel.
Fig. 19. (Typ. Carnoy) Pathologisch veränderte Spindel, *a.* im Profil, *b.* vom Pol.

Tafel IV.

Alle Figuren von Ascaris lumb.

Fig. 1. Keimbläschen eines noch an der Rachis sitzenden Eies; die chrom. Elemente in Bildung begriffen.
Fig. 2. Keimbläschen eines eben befruchteten Eies; die chrom. Elemente deutlich quergeteilt.
Fig. 3—11. Umbildung des Keimbläschens zur Spindel.
Fig. 12. Äquatorialplatte der ersten Spindel vom Pol mit 24 Elementen.
Fig. 13—18. Bildung des ersten Richtungskörpers bei radialer Stellung der Spindel.
Fig. 19 und 20. Bei schiefer Stellung der Spindel.
Fig. 21. Ausbildung der zweiten Spindel.
Fig. 22 *a.* Zweite Richtungsspindel im Profil; *b.* Äquatorialplatte derselben vom Pol mit 24 Elementen.
Fig. 23. Querteilung der chrom. Elemente in der zweiten Spindel.
Fig. 24—26. Bildung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 27 *x.* Die innere Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel, vom Pol gesehen, mit 24 Elementen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.





1 2 3 4 5 6

7 8 9 10 a b 11 a b 16

12 a b 13 a b 14 15

17 18 19 20 21 22

23 24 25 26 27 a b

28 29 30 31









Gustav Fischer













Gustav Fischer











